Murray W. Nabors

Introducción a la

# Botánica



# INTRODUCCIÓN A LA
# BOTÁNICA

www.medilibros.com

# INTRODUCCIÓN A LA BOTÁNICA

**Murray W. Nabors**

*University of Mississippi*

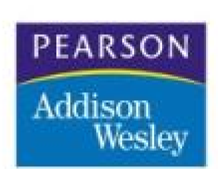
**Traducción:**

Paola González-Barreda

**Revisión Técnica:**

Mercedes García Antón
Juan Carlos Moreno Sáiz

*Departamento de Biología*
*Universidad Autónoma de Madrid*




San Francisco • Boston • New York • Cape Town • Hong Kong • London • Madrid • Mexico City
Montreal • Munich • Paris • Singapore • Sydney • Tokyo • Toronto

Datos de catalogación bibliográfica

**INTRODUCCIÓN A LA BOTÁNICA**
**Murray W. Nabors**

PEARSON EDUCACIÓN, S. A., Madrid, 2006

ISBN 10: 84-7829-073-7
ISBN 13: 978-84-832-2698-8
Materia: Botánica, 58

Formato: 215 × 270 Páginas: 744

Todos los derechos reservados.
Queda prohibida, salvo excepción prevista en la Ley, cualquier forma de reproducción, distribución, comunicación pública y transformación de esta obra sin contar con autorización de los titulares de propiedad intelectual. La infracción de los derechos mencionados puede ser constitutiva de delito contra la propiedad intelectual *(arts. 270 y sgts. Código Penal).*

DERECHOS RESERVADOS
© 2006 por PEARSON EDUCACIÓN, S. A.
Ribera del Loira, 28
28042 Madrid (España)

**INTRODUCCIÓN A LA BOTÁNICA**
**Murray W. Nabors**

**ISBN 10: 84-7829-073-7**
**ISBN 13: 978-84-7829-073-4**
Depósito Legal:

Authorized translation from the English language edition, entitled INTRODUCTION TO BOTANY 1st Edition by NABORS, MURRAY, published by Pearson Education, Inc, publishing as Benjamin Cummings, Copyright © 2004
ISBN: 0-805-34416-0
All rights reserved. No part of this book may be reproduced or transmitted in any form or by any means, electronic or mechanical, including photocopying, recording or by any information storage retrieval system, without permission form Pearson Education, Inc.

*Edición en español:*

**Equipo editorial:**
Editor: Miguel Martín-Romo
Técnico editorial: Marta Caicoya

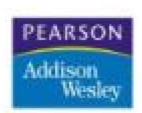
**Equipo de producción:**
Director: José A. Clares
Técnico: José A. Hernán

**Diseño de cubierta:** Equipo de diseño de Pearson Educación, S. A.

Composición: COPIBOOK, S. L.

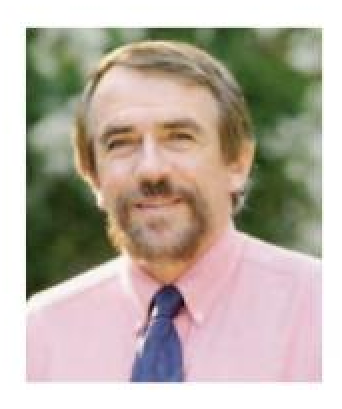
Impreso por:

IMPRESO EN ESPAÑA - PRINTED IN SPAIN




Este libro ha sido impreso con papel y tintas ecológicos

# Sobre el autor



*Este libro está dedicado a mi mujer,*

*Adriana,*

*y a mis hijos,*

*Cyrus, Darius, Mariaelena,*

*Alexanaka y Amandamikkel.*

**Murray W. Nabors** ha sido profesor de Botánica en Estados Unidos durante más de 30 años. Comenzó su carrera docente en la Universidad de Oregón (*University of Oregon*) antes de trasladarse a la Universidad de Santa Clara (*University of Santa Clara*). En 1972, se cambió a la Universidad Estatal de Colorado (*Colorado State University*), donde impartió clases durante 27 años, siendo además director del Programa de Honores (*Honors Program*) y vicepresidente del Departamento de Biología. A continuación, se trasladó a la Universidad James Madison (*James Madison University*) en Virginia, donde difigió el Departamento de Biología durante cuatro años. En la actualidad, trabaja en la Universidad de Mississippi (*University of Mississippi*), en Oxford, donde también dirige el Departamento de Biología.

El interes investigador del Dr. Nabors, que se centran en el uso de la Biotecnología para la mejora de la tolerancia de los cultivos, hicieron que su laboratorio se convirtiera en el primero en todo Estados Unidos en la obtención de vegetales, a partir de células de cultivos de tejidos, con una mayor tolerancia a la sal. Sus investigaciones actuales se centran en el aislamiento de los genes que aumentan la capacidad de las células de cultivo para generar vegetales completos.

La dedicación del Dr. Nabors a sus estudiantes, así como su experiencia dentro de las aulas, han dado forma a la creación de este texto. El Dr. Nabors se siente satisfecho de haber dirigido al menos a dos docenas de estudiantes, en sus programas de postgrado en Botánica, y ha disfrutado observando el progreso de numerosos estudiantes universitarios que han contribuido a proyectos y publicaciones de investigación actuales. El Dr. Nabors ha publicado más de 50 artículos científicos de prestigio, así como numerosos informes y ensayos. Su enorme interés por la litetatura en general ha culminado en la publicación de cuentos, así como de un libro de cuentos de Navidad ambientado en el Lejano Oeste.

# Resumen de contenidos

# Contenido

# 4 La raíz, el tallo y las hojas: el cuerpo vegetal primario 81



# 5 Crecimiento vegetal secundario 113

# Unidad dos
# FUNCIONES DE LAS PLANTAS

## 7 Bioquímica vegetal básica 169



## 8 Fotosíntesis 199

# Unidad tres
# GENÉTICA Y EXPRESIÓN GENÉTICA



## 14 Biotecnología vegetal 339



# Unidad cuatro
# EVOLUCIÓN Y DIVERSIDAD

## 15 Evolución 365

# Prefacio

Hay muchas razones por las que merece la pena adentrarse en el mundo vegetal. Éste nos brinda formas de vida maravillosas y fascinantes, que transforman y mejoran nuestras vidas tanto en el aspecto estético como en el práctico. La belleza de un ramo de flores o la calidez de una hoguera son tan sólo dos ejemplos del interés o la utilidad que los vegetales tienen en nuestras vidas. Así es, los vegetales están presentes en cualquier ámbito de la civilización humana. Por ejemplo, todos los combustibles fósiles son restos de antiguos organismos fotosintéticos. Además, los vegetales nos proporcionan alimentos y medicinas, fibras para fabricar tejidos y madera como combustible y para procurarnos refugio. En pocas palabras: las plantas hacen posible la vida en la Tierra. Junto con otros organismos fotosintéticos, actúan como capturadores biológicos de la energía solar. Mediante el proceso de la fotosíntesis, producen virtualmente todo el oxígeno y alimentos para el planeta Tierra. Sintetizan todas las moléculas orgánicas estructurales, que posteriormente otros organismos no fotosintéticos se encargan de modificar y reciclar a través de todas las redes alimenticias.

## Perspectiva

La presente *Introducción a la Botánica* ha nacido de mi experiencia a lo largo de los últimos treinta y un años como profesor de Botánica y Biología. Durante este tiempo, la cantidad de información básica existente sobre la ciencia de los vegetales se ha incrementado de manera espectacular. Algunos libros de texto de Botánica y Biología intentan actualizarse al mismo ritmo que la ciencia y se convierten en algo parecido a enciclopedias. Otros se limitan a ser simples y breves exposiciones sobre determinadas áreas de la Botánica. Este libro pretende ofrecer otra perspectiva. He intentado escribir un libro de una longitud moderada, pero con una rigurosa cobertura de todos los temas esenciales de la Botánica moderna, enfatizando a la par los aspectos importantes y de actualidad. Hago hincapié en la ciencia como medio para el saber y en el método científico como un proceso continuo para el conocimiento de los vegetales.

## Objetivos del libro

El objetivo general de este libro es facilitar información importante, actualizada y esencial sobre los vegetales y sobre la Biología Vegetal moderna de una forma interesante y amena. Además de exponer aquello que los vegetales tienen en común con otras criaturas vivientes, espero poder demostrar, de forma concluyente, que las características únicas de las plantas, así como las de otros organismos fotosintéticos, las hacen imprescindibles para la supervivencia de toda forma de vida, incluido el ser humano.

A lo largo del libro, me centro en cuatro temas fundamentales: **Evolución**, **Biotecnología**, **Biología de la Conservación** y **Las plantas y las personas**. La evolución mediante la selección natural es el paradigma más importante de la Botánica moderna. Gracias a la teoría de Darwin pueden explicarse las características anatómicas y bioquímicas de los vegetales, así como el comportamiento que manifiestan dentro de una población o ecosistema. El segundo paradigma importante es: el flujo de información de los genes hasta las enzimas, de la estructura y a la función. La Biotecnología Vegetal y la Ingeniería Genética dan buena cuenta de las posibilidades o problemas derivados del entendimiento de la Biología Molecular Vegetal. La Biotecnología Vegetal y los campos afines de la Genómica y la Proteómica cada vez están más de actualidad. A los estudiantes instruidos para lograr un éxito funcional en el mundo real les será muy provechoso comprender estas áreas de la Biología Vegetal. Frente al declive de los recursos naturales y a la creciente degradación ambiental, la población humana continúa en aumento; por ello, es esencial conocer la función de los vegetales en la Biosfera. La Biología de la Conservación es un campo de estudio y de acción práctica de rápido desarrollo. Para entender esta disciplina es necesario comprender la Biología en todos sus ámbitos y, de igual forma, el papel que desempeñan las plantas tanto en los ecosistemas naturales como en aquellos alterados por la actividad humana. La Biología de la Conservación, del mismo modo que la Biotecnología, requiere que científicos y ciudadanos por igual logren comprender el mundo vegetal. Por último, los humanos dependen de los vegetales en múltiples y diferentes aspectos, que se investigan para adquirir un conocimiento básico, y por el propio interés humano en el tema de las plantas y las personas.

## Estructura del libro

El compendio de capítulos cubre toda la temática tradicional de un texto de Botánica. Cada capítulo contiene al menos un cuadro relacionado con uno de los cuatro temas del libro (**Evolución, Biotecnología, Biología de la Conservación** y **Las plantas y las personas**), así como otro titulado **El fascinante mundo de las plantas**, que tiene como objetivo atraer a los estudiantes y motivarlos para que profundicen en la Botánica. Asimismo, los cuatro temas clave se integran dentro del texto a lo largo de todos los capítulos.

El capítulo introductorio debe leerse por su contenido, pues no se trata de un resumen del libro. Dicho capítulo repasa las características básicas de los vegetales y su importancia. El método científico se aborda mediante el estudio de un caso relacionado con el descubrimiento del fototropismo por parte de Charles Darwin y su hijo. La estructura de las células y de los vegetales se estudia en los Capítulos 2-6, en la primera unidad del libro, denominada **Estructura de las plantas**. Es importante adquirir un conocimiento básico de la misma para comprender el resto de aspectos de la Botánica, aunque estos capítulos pueden posponerse a voluntad del profesor. En los capítulos sobre Anatomía, el crecimiento primario del tallo y la raíz se estudia en el Capítulo 4, y el crecimiento secundario en el Capítulo 5. De esta manera, se evita la repetición implícita en estudiar tanto el crecimiento primario como el secundario en capítulos separados sobre el tallo y la raíz. No obstante, los capítulos están escritos de tal forma que si el profesor prefiere concentrarse en la raíz y el tallo en particular, ambos se estudian dentro de cada capítulo en apartados independientes. Los aspectos básicos de la reproducción vegetal, incluidos los ciclos biológicos, y la estructura de las piñas, flores, frutos y semillas, se estudian en el Capítulo 6, para que los estudiantes se sientan ya familiarizados con estos temas cuando analicen los ciclos biológicos en los capítulos consagrados a la diversidad vegetal.

La segunda unidad del libro, titulada **Funciones de las plantas**, incluye capítulos sobre Bioquímica (el Apéndice A explora la Química básica), fotosíntesis y respiración, así como sobre la relación con el agua, la nutrición mineral y el crecimiento y desarrollo de los vegetales. La Bioquímica se aborda por primera vez en el Capítulo 7, ya que el conocimiento de las moléculas vegetales facilita un entendimiento de los capítulos propuestos para el estudio de la energía y la Fisiología.

**Genética y expresión genética**, la tercera unidad del libro, comprende capítulos sobre Genética y expresión genética, así como un capítulo sobre Biotecnología Vegetal (Capítulo 14). Dado que este último es uno de los temas clave del libro, se podrá encontrar más material sobre la Biotecnología de manera continua, con un enfoque más complejo a partir del capítulo mencionado.

La cuarta unidad del libro, **Evolución y diversidad**, contiene capítulos sobre la evolución y la Clasificación, así como siete capítulos acerca de los seres fotosintéticos y de otros organismos como los hongos, que se suelen incluir en los textos de Botánica. La evolución se introduce con anterioridad a los capítulos de diversidad, puesto que los principios evolutivos son básicos en el estudio filogenético de los organismos. Mientras que los virus y los procariotas se combinan en un solo capítulo, las algas, así como cada grupo de plantas terrestres, se abordan en capítulos independientes con la intención de resaltar las características particulares de cada grupo. Finalmente, en la quinta unidad del libro se presenta la **Ecología**, primero en relación con la Biosfera; seguidamente, en relación con los ecosistemas; y, por último, el relación con los ecosistemas alterados, a saber, la Biología de la Conservación.

## Características pedagógicas

Cada capítulo comienza con un esquema de los epígrafes más importantes del capítulo, seguido de una interesante historia relacionada con el material del que trata el mismo. En estas historias no se introduce aún nueva terminología, con el fin de estimular el interés por el tema en concreto y por la información que se va a proporcionar posteriormente.

La excelente selección de gráficos y fotografías de los capítulos ilustra cada punto clave. Siempre que es posible, el texto explicativo se introduce en el gráfico en lugar de figurar como leyenda. El sombreado de fondo se minimiza en pro de un estilo que enfatiza los detalles propios de la figura, ensalzados por una paleta de colores brillantes y llamativos. Las fotografías han sido seleccionadas con el propósito de aportar información acerca de temas probablemente desconocidos aún por los estudiantes, o que requieren un énfasis adicional.

El material que cierra cada capítulo incluye un **Resumen** de cada sección, **Cuestiones de repaso** y **Cuestiones para reflexionar y discutir**, así como una sección, **Para aprender más**, que se centra en el material disponible, ya sea para su investigación, o simplemente para conocer mejor un asunto de interés. La evolución se retoma con la cuestión especial **Conexión evolutiva**, que anima a los estudiantes a plantearse cómo la evolución ha dado forma al desarrollo de la vida vegetal. Además, la última cuestión de repaso de cada capítulo propone un ejercicio de dibujo (indicado por el correspondiente



icono de un lápiz) para ayudar a los estudiantes a pensar de forma más activa en las estructuras que están observando.

## Críticos y comprobadores del libro en las aulas

Sin los críticos, no habría manuscrito que llegara a convertirse en un texto publicado. Quiero agradecer encarecidamente los inteligentes y profundos comentarios de mis colegas profesores de Botánica de todos los Estados Unidos. También quiero participar mi agradecimiento a los estudiantes y profesores que dedicaron parte de sus semestres a dar clases de prueba de los capítulos; sus observaciones han sido esenciales a la hora de dar forma a este material. Gracias a todos por su valiosa colaboración en este libro.

## Críticos

David Aborne, *University of Tennessee-Chattanooga*; Richard Allison, *Michigan State University*; Bonnie Amos, *Angelo State University*; Martha Apple, *Northern Illinois University*; Kathleen Archer, *Trinity College*; Robert M. Arnold, *Colgate University*; Ellen Baker, *Santa Monica College*; Susan C. Barber, *Oklahoma City University*; T. Wayne Barger, *Tennessee Tech University*; Marilyn Barker, *University of Alaska, Anchorage*; Linda Barnes, *Marshalltown Community College*; Paul Barnes, *Texas State University-San Marcos*; Susan R. Barnum, *Miami University*; Terese Barta, *University of Wisconsin-Stevens Point*; Hans Beck, *Northern Illinois University*; Donna Becker, *Northern Michigan University*; Maria Begonia, *Jackson State University*; Jerry Beilby, *Northwestern College*; Tania Beliz, *College of San Mateo*; Andrea Bixler, *Clarke College*; Allan W. Bjorkman, *North Park University*; Catherine Black, *Idaho State University*; J. R. Blair, *San Francisco State University*; Allan J. Bornstein, *Southeast Missouri State University*; Paul J. Bottino, *University of Maryland College Park*; Jim Brenneman, *University of Evansville*; Michelle A. Briggs, *Lycoming College*; Beverly J. Brown, *University of Arizona*; Judith K. Brown, *Nazareth College of Rochester*; Patrick J. P. Brown, *University of South Carolina*; Beth Burch, *Huntington College*; Marilyn Cannon, *Sonoma State University*; Shanna Carney, *Colorado State University*; Gerald D. Carr, *University of Hawaii*; J. Richard Carter, *Valdosta State University*; Youngkoo Cho, *Eastern New Mexico*; Jung Choi, *Georgia Tech*; Thomas Chubb, *Villanova University*; Ross Clark, *Eastern Kentucky University*; W. Dennis Clark, *Arizona State University*; John Clausz, *Carroll College*; Keith Clay, *Indiana University*; Liane Cochran-Stafira, *Saint Xavier College*; Deborah Cook, *Clark Atlanta University*; Anne Fernald Cross, *Oklahoma Chapter Trustee*; Billy G. Cumbie, *University of Missouri-Columbia*; Roy Curtiss, *Washington University*; Paul Davison, *University of North Alabama*; James Dawson, *Pittsburg State University*; John V. Dean, *DePaul University*; Evan DeLucia, *University of Illinois at Urbana-Champaign*; Roger del Moral, *University of Washington*; Ben L. Dolbeare, *Lincoln Land Community College*; Valerie Dolja, *Oregon State University*; Tom Dudley, *Angelina College*; Arri Eisen, *Emory University*; Brad Elder, *University of Oklahoma*; Inge Eley, *Hudson Valley Community College*; Sherine Elsawa, *Mayo Clinic*; Gary N. Ervin, *Mississippi State University*; Elizabeth J. Esselman, *Southern Illinois University, Edwardsville*; Frederick Essig, *University of South Florida*, Richard Falk, *University of California, Davis*; Diane M. Ferguson, *Louisiana State University*; Jorge F. S. Ferreira, *Southern Illinois University-Carbondale*; Lloyd Fitzpatrick, *University of North Texas*; Richard Fralick, *Plymouth State College*; Jonathan Frye, *McPherson College*; Stephen W. Fuller, *Mary Washington College*; Stanley Gemborys, *Hampden-Sydney College*; Patricia Gensel, *University of North Carolina*; Daniel K. Gladish, *Miami University*; David Gorchov, *Miami University*; Govindjee, *University of Illinois at Urbana Champaign*; Mary Louise Greeley, *Salve Regina University*; Sue Habeck, *Tacoma Community College*; Kim Hakala, *St. John's River CC*; Michael Hansen, *Bellevue CC*; Laszlo Hanzely, *Northern Illinois University*; Suzanne Harley, *Weber State University*; Neil A. Harriman, *University of Wisconsin, Oshkosh*; Jill Haukos, *South Plains College*; Jeffrey Hill, *Idaho State University*; Jason Hoeksema, *University of Wisconsin, Oshkosh*; Scott Holaday, *Texas Tech University*; J. Kennet Hoober, *Arizona State University*; Patricia Hurley, *Salish Kootenai College*; Stephen Johnson, *William Penn University*; Elaine Joyal, *Arizona State University*; Grace Ju, *Gordon College*; Walter Judd, *University of Florida*; Sterling C. Keeley, *University of Hawaii*; Gregory Kerr, *Bluefield College*; John Z. Kiss, *Miami University*; Kaoru Kitajima, *University of Florida*; Kimberley Kolb, *California State University, Bakersfield*; Ross Koning, *Eastern Connecticut State University*; Robert Korn, *Bellarmine College*; David W. Kramer, *Ohio State University*; Vic Landrum, *Washburn University*; Deborah Langsam, *University of North Carolina*; A. Joshua Leffler, *Utah State University*; David E. Lemke, *Texas State University-San Marcos*; Manuel Lerdau, *State University of New York*; Alicia Lesnikowska, *Georgia Southwestern State University*; Gary Lindquester, *Rhodes College*; John F. Logue, *University of South Carolina, Sumter*; Marshall Logvin, *South Mountain Community College*; A. Christina W. Longbrake, *Washington & Jefferson*; Steven Lynch, *Loui-*

*siana State University, Shrevport*; Linda Lyon, *Frostburg State University*; Carol C. Mapes, *Kutztown University of Pennsylvania*; Michael Marcovitz, *Midland Lutheran College*; Bernard A. Marcus, *Genesee Community College*; Diane Marshall, *University of New Mexico*; Tonya McKinley, *Concord College*; Laurence Meissner, *Concordia University at Austin*; Elliot Meyerovwitz, *California Institute of Technology*; Mike Millay, *Ohio University*; David Mirman, *Mt. San Antonio College*; John Mitchell, *Ohio University*; L. Maynard Moe, *California State University, Bakersfield*; Clifford W. Morden, *University of Hawaii at Manoa*; Beth Morgan, *University of Illinois at Urban Champaign*; Dawn Neuman, *University of Las Vegas*; Richard Niesebaum, *Muhlenberg College*; Giselle Miller-Parker, *Western Washington University*; Carla Murray, *Carl Sandburg College*; Terry O'Brien, *Rowan University*; Jeanette Oliver, *Flathead Valley Community College*; Clark L. Ovrebo, *University of Central Oklahoma*; Fatima Pale, *Thiel College*; Lou Pech, *Carroll College*; Charles L. Pederson, *Eastern Illinois University*; Carolyn Peters, *Spoon River College*; Ioana Popescu, *Drury University*; Calvin Porter, *Texas Tech University*; David Porter, *University of Georgia*; Daniel Potter, *University of California, Davis*; Mike Powell, *Sul Ross State University*; Elena Pravosudova, *Sierra College*; Barbara Rafaill, *Georgetown College*; V. Raghavan, *Ohio State University*; Brett Reeves, *Colorado State University*; Bruce Reid, *Kean University*; Eric Ribbens, *Western Illinois University*; Stanley Rice, *Southeastern Oklahoma State University*; Steve Rice, *Union College*; Todd Rimkus, *Marymount University*; Michael O. Rischbieter, *Presbyterian College*; Matt Ritter, *Cal Poly San Luis Obispo*; Laurie Robbins, *Emporia State University*; Wayne C. Rossing, *Middle Tennessee State University*; Rowan F. Sage, *University of Toronto*; Thomas Sarro, *Mount Saint Mary College*; Neil Schanker, *College of the Siskiyous*; Rodney J. Scott, *Wheaton College*; Bruce Serlin, *Depauw University*; Harry Sealy, *University of South Carolina*; J. Kenneth Shull, *Appalachain State*; Susan Singer, *Carleton College*; Don W. Smith, *University of North Texas*; James Smith, *Boise State University*; Steven Smith, *University of Arizona*; Nancy Smith-Huerta, *Miami University*; Teresa Snyder-Leiby, *SUNY New Paltz*; Frederick Spiegel, *University of Arkansas*; Amy Sprinkle, *Jefferson Community College Southwest*; William Stein, *Binghamton University*; Chuck Stinemetz, *Rhodes College*; Steve Stocking, *San Joaquin Delta College*; Fengjie Sun, *University of Illinois at Urbana-Champaign*; Marshall D. Sundberg, *Emporia State University*; Walter Sundberg, *Southern Illinois University-Carbondale*; Andrew Swanson, *University of Arkansas*; Daniel Taub, *Southwestern University*; David Winship Taylor, *Indiana University Southeast*; Josephine Taylor, *Stephen F. Austin State University*; David J. Thomas, *Lyon College*; Stephen Timme, *Pittsburg State University*; Leslie Towill, *Arizona State University*; Gary Upchurch, *Southwest Texas University*; Staria S. Vanderpool, *Arkansas State University*; C. Gerald Van Dyke, *North Carolina State University*; Susan Verhoek, *Lebanon Valley College*; Beth K. Vlad, *Elmhurst College*; Tracy Wacker, *University of Michigan-Flint*; Charles Wade, *C. S. Mott Community College*; D. Alexander Wait, *Southwest Missouri State University*; Tom Walk, *Pennsylvania State University*; Patrick Weber, *Michigan State University*; Richard Whitkus, *Sonoma State University*; Donald Williams, *Park University*; Paula Williamson, *Southwest Texas University*; Dwina Willis, *Freed-Hardeman University*; MaryJo A. Witz, *Monroe Community College*; Jenny Xiang, *North Carolina State University*; Rebecca Zamora, *South Plains College*.

## Comprobadores del libro en las aulas

David Aborne, *James Madison University*; Ellen Baker, *Santa Monica College*; Susan Barnum, *Miami University*; Dr. Tania Beliz, *San Mateo College*; Catherine Black, *Idaho State University*; Jorge Ferreira, *Southern Illinois University*; Patricia Gensel, *University of North Carolina*; Dr. Michael Hanson, *Bellevue Community College*; Kim Hakala, *St. John River's Community College*; Davide Lemke, *Southwest Texas State University*; Brett Reeves, *Colorado State University*; Michael Rischbieter, *Presbiteryan College*; Pat Webber, *Michigan State University*; Gerald Van Dayke, *North Carolina State University*; Rebecca Zammoraege, *South Plains College*.

## Reconocimientos

Quisiera agradecer a Elizabeth Fogarty su inspiración y ayuda en la concepción original de este libro. El Equipo de Redacción y Producción de Benjamin Cummings goza de mi eterna consideración por su talento y profesionalidad. Quisiera dar las gracias en especial a los editores que trabajaron conmigo para escribir este libro. Los Jefes de Redacción John Burner y Matt Lee poseen un talento editorial magnífico como revisores de estilo y asesores creativos. Ambos tienen la rara habilidad de convertir conceptos complicados en palabras comprensibles. La Responsable de Diseño Editorial Carla Simmons contribuyó con un diseño de gran calidad, así como con excelentes ideas para hacer que la Botánica resultara más accesible e interesante gracias a los recursos gráficos. Agradezco el inagotable afán de Travis Amos para encontrar las mejores fotografías y proporcionarnos las más bellas y únicas de entre su interminable abanico de posibilidades. Chalon Bridges nos



ayudó a materializar este libro en muchos aspectos, más recientemente como Coordinador Editorial. Susan Minarcin, la Directora Editorial, merece un reconocimiento considerable, también por el trabajo, a menudo imposible de agradecer, de mantenernos centrados en la perspectiva del libro y dentro del programa previsto, así como por permanecer en contacto con las múltiples facetas interactivas de la edición. La Directora de Promoción, Kay Ueno, hizo que la totalidad del proyecto encontrara el equilibrio exacto entre idealismo y realismo.

La Directora Editorial Asociada, Alexandra Fellowes, y la Ayudante Editorial, Alissa Anderson, aportaron su valiosa ayuda, a menudo con poco tiempo disponible, para que el proyecto siguiera adelante. También quisiera dar las gracias a la Directora General, Erin Gregg, y a la Directora de Producción, Corinne Benson, a la Directora de Diseño de Redacción, Donna Kalal, y al Director de Marketing, Josh Frost, por su duro trabajo y sus muchas aportaciones. Quiero agradecer a Mark Ong su elegante diseño. También quiero agradecer a los profesores Victoria E. McMillan y Robert M. Arnold su colaboración en las cuestiones para desarrollo y de Conexión Evolutiva de cada capítulo; su percepción del detalle es algo digno de valorar. Quisiera dar las gracias a los autores de los excelentes suplementos que acompañan este texto; su arduo trabajo ha logrado que éstos cumplan con creces la función de herramienta didáctica. Me gustaría agradecer a Laszlo Hanzely de *Northern Illinois University* y a Deborah Cook de *Clark Atlanta University* su excelente trabajo en el manual del profesor. Asimismo, quiero reconocer el mérito de Robert Arnold y Victoria McMillian, de *Colgate University*, por su trabajo en el banco de exámenes.

Algunos profesores universitarios me han ayudado en mi andadura con consejos, fotografías y prontas respuestas a mis incesantes preguntas. Entre ellos están, en particular, la Dra. Jennifer Clevinger, el Sr. Curtis Clevinger de *James Madison University*, el Dr. Paul Kugrens, Paul Lee y Brett Reeves de *Colorado State University*, y el Dr. Conley McMullen.

Los estudiantes-redactores universitarios han desempeñado un papel esencial en la preparación y revisión del libro. Quisiera agradecer en especial a Sarah Javaid, Rianna Barnes y Pauline Adams, graduados recientemente por *James Madison University*, su ayuda durante estos años. Asimismo, de la citada Universidad, me gustaría dar las gracias particularmente a Molly Brett Hunter, así como a Jacqueline Brunetti, Melissa Spitler, David Evans y Sarah Jones. De *Colorado State University*, señalo mi agradecimiento a Heather Stevinson, Callae Frazier, Hillary Ball, Tiffany Sarrafian y Nicola Bulled, que aportaron sin reservas su ayuda, incalculable y muy apreciada. En ambas Universidades, los estudiantes de mis clases aportaron muchas sugerencias y me dieron infinidad de consejos para el borrador de algunos capítulos, por lo que también quiero transmitirles mi agradecimiento.

Murray W. Nabors
*University of Mississippi*

1

# El mundo de las plantas



Una mujer recoge granos de café en Tailandia.

## La importancia de las plantas

La fotosíntesis sustenta la vida en la Tierra

Las plantas son nuestra principal fuente de alimento

Muchas medicinas provienen de las plantas

Las plantas nos proporcionan combustible, cobijo y productos de papel

La Biología de la Conservación es un área de investigación compleja

La Biotecnología busca desarrollar nuevos productos a partir de las plantas

## Características y diversidad de las plantas

Características que distinguen a las plantas de otros organismos

Los musgos se encuentran entre las plantas más simples

Los helechos y otras plantas del mismo grupo son ejemplos de plantas vasculares sin semillas

Los pinos y otras Coníferas son ejemplos de plantas sin flores con semillas

La mayoría de las plantas son plantas con flores y semillas, las cuales se encuentran protegidas por frutos

## La Botánica y el método científico

Al igual que el resto de científicos, los botánicos también comprueban las hipótesis

La Botánica comprende muchos campos de estudio

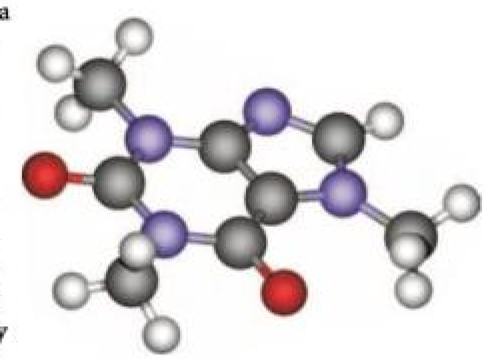
Los botánicos estudian, además, las algas, los hongos y los microorganismos causantes de enfermedades



Un agente de bolsa de Frankfurt se toma una taza de café. Un fumador de Madrid se plantea dejar de fumar. En una cafetería de París, varios estudiantes comen patatas fritas con salsa. Los habitantes de las tierras altas de Indonesia toman píldoras de quinina para evitar contraer la malaria, frecuente en la región. En un hospital de Washington DC, un paciente recibe un potente fármaco contra el cáncer, la vinblastina. En la ciudad de Nueva York, una persona alérgica toma un antihistamínico, mientras a pocas calles de distancia se utiliza el mismo compuesto para fabricar una peligrosa droga, la metanfetamina.

¿Qué tienen en común todas estas situaciones? Los compuestos químicos vegetales conocidos como alcaloides. Se conocen más de 12.000, incluidos algunos tan familiares como la cafeína, nicotina, cocaína, morfina, estricnina, quinina y efedrina. La función de los alcaloides en los vegetales es la de disuadir a los depredadores, bien por su mal sabor o por su venenosidad. En cuanto al ser humano, muchos alcaloides, en pequeñas dosis, estimulan el sistema nervioso. Por ejemplo, la cafeína permite que ciertos impulsos nerviosos se prolonguen, cuando de otro modo estarían inactivos. No obstante, las dosis marcan la diferencia entre un estimulante suave y un veneno. Por ejemplo, un insecto cuya comida principal sean hojas de café puede consumir una dosis letal de cafeína. Del mismo modo, un poco de cafeína en una persona puede tener un efecto placentero, pero demasiada puede resultar peligrosa e incluso mortal.

Por supuesto, la cafeína y otros alcaloides son tan sólo una limitada muestra de cómo participan los vegetales en nuestras vidas. Aunque la cafeína se utiliza simplemente como estimulante, en realidad todos dependemos de los vegetales de un modo substancial para nuestra propia supervivencia. Si todos los vegetales de la Tierra murieran repentinamente, irían seguidos de inmediato por todos los animales, incluidos los seres humanos. Sin embargo, si todos los animales murieran, los vegetales aún serían capaces de sobrevivir. ¿Por qué los seres humanos y el resto de animales dependen tanto de los vegetales y no a la inversa? Este capítulo responderá a tal cuestión, y además nos acercará a la diversidad de la vida vegetal y la importancia de la Botánica.



Estructura molecular de la cafeína (carbono, en gris; nitrógeno, en violeta; hidrógeno, en blanco, y oxígeno, en rojo).



# La importancia de las plantas

La palabra *Botánica* procede de la palabra griega para «planta» o «vegetal». ¿Qué nos trae a la mente la palabra vegetal? ¿Tal vez árboles, madera, hojas, flores, frutos, hortalizas y cereales? Si nos pidieran definir un vegetal, probablemente responderíamos que se trata de un organismo por lo general de color verde, que normalmente no consume otros organismos y que crece, pero no es capaz de desplazarse de un lugar a otro. Como cabría esperar, y como veremos más adelante en este capítulo, la definición científica es más formal y no tan simple. No obstante, estas características siguen siendo válidas para aportar una definición básica y muy informal de una planta, ya sea un arbusto, árbol, vid, helecho, cactus, o cualquier otro.

Como los vegetales forman parte de nuestra vida cotidiana, no tendríamos por qué plantearnos qué los convierte en seres únicos, o por qué son tan indispensables para la vida humana. Pero ¿por qué nosotros necesitamos a los vegetales para sobrevivir, mientras que ellos son capaces de sobrevivir en nuestra ausencia? La respuesta es la fotosíntesis. La **fotosíntesis** es el proceso mediante el cual las plantas y otros determinados organismos utilizan la energía solar para fabricar sus propios alimentos, transformando el dióxido de carbono y el agua en azúcares que almacenan energía química. Los animales y otros organismos, incapaces de fabricar sus propios alimentos, únicamente pueden sobrevivir obteniéndolos directa o indirectamente de las plantas. En el Capítulo 8 veremos cómo funciona la fotosíntesis y por qué es la responsable de que los vegetales sean generalmente verdes.

## La fotosíntesis sustenta la vida en la Tierra

La práctica totalidad de la vida en la Tierra depende del agua y de la energía solar. Sin embargo, únicamente las plantas, algas y bacterias fotosintéticas pueden utilizar estos ingredientes de forma directa para sobrevivir. Con luz solar, dióxido de carbono, agua y unos pocos minerales del suelo, un vegetal es capaz de fabricar su propio alimento, pero ningún animal podría vivir sólo a base de estos ingredientes. Incluso con un suministro ilimitado de agua, una persona sólo podría sobrevivir durante unas pocas semanas. Por el contrario, la fotosíntesis permite que los vegetales y otros organismos fotosintéticos se conviertan en fábricas de alimentos impulsadas por el Sol. Casi una cuarta parte del cerca de millón y medio de especies de organismos vivos conocidas son fotosintéticas. Las plantas, bacterias y algas llevan a cabo casi el total de la fotosíntesis del planeta, lo que les otorga un lugar preponderante en la **Biosfera**, la fina capa de aire, tierra y agua que ocupan los organismos vivos. Las plantas son la principal fuente de fotosíntesis en la Tierra, mientras que las algas, en un repertorio que abarca desde organismos microscópicos hasta algas marinas, contribuyen, junto con las bacterias fotosintéticas, a la realización de la fotosíntesis en medios acuáticos.

La fotosíntesis sustenta la vida de tres maneras:

1. Hoy en día, los científicos creen que la fotosíntesis produce casi todo el oxígeno del mundo. Durante este proceso, los vegetales rompen las moléculas de agua ($H_2O$) y producen oxígeno ($O_2$). La mayoría de los organismos, incluidos los vegetales y animales, necesita oxígeno para liberar la energía almacenada en los alimentos.
2. La mayor parte de los organismos obtiene su energía directa o indirectamente de la fotosíntesis. Los animales y la mayoría de organismos no fotosintéticos obtienen la energía alimentándose de vegetales o de otros organismos que han ingerido vegetales. En este sentido, una planta o cualquier otro organismo fotosintético es el origen de cualquier **cadena alimenticia**, una secuencia de transferencia alimenticia desde un organismo al siguiente que comienza por el organismo que produce el alimento (Figura 1.1). Por ejemplo, un puma se come un ciervo que a su vez comió hierba. Como organismos que fabrican sus propios alimentos, los vegetales y otros organismos fotosintéticos se conocen como **productores primarios**. Mediante el sustento directo o indirecto de todos los niveles de consumidores, los productores primarios constituyen la base de una cadena alimenticia. Los vegetales son los productores primarios de las terrestres, mientras que las algas y bacterias fotosintéticas lo son de las acuáticas.
3. Los azúcares producidos por la fotosíntesis son los bloques de construcción de la vida. Los vegetales producen azúcares y moléculas relacionadas mediante la fotosíntesis y los procesos derivados de ella, y posteriormente combinan estos productos con minerales del suelo para dar lugar a una amplia variedad de compuestos. Un vegetal utiliza estos compuestos para determinar sus características estructurales y fisiológicas. Al comer vegetales o animales que han comido vegetales, un animal recibe los compuestos producidos originariamente por la fotosíntesis, que a su vez emplea para generar su propia estructura.

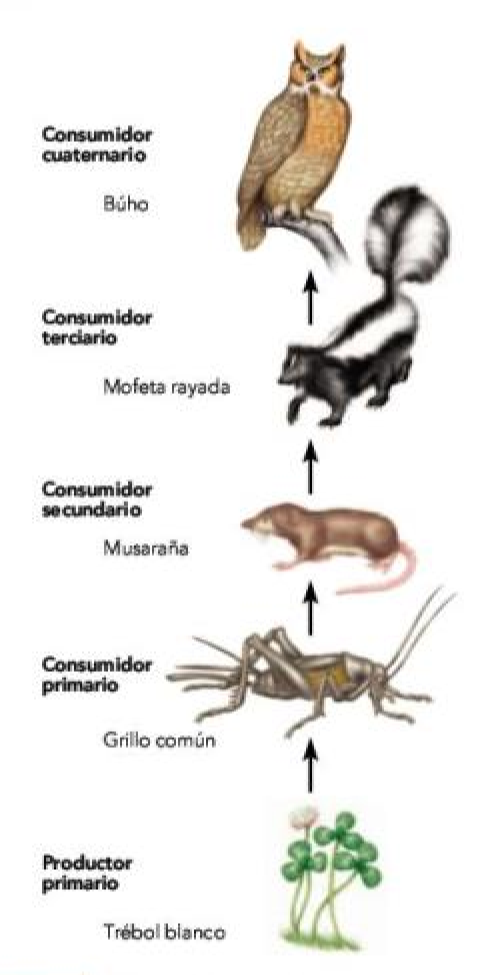



**Figura 1.1.** **Cadena alimenticia.**
Este ejemplo de cadena alimenticia terrestre incluye cuatro niveles de consumidores. Algunas cadenas alimenticias presentan menor número de niveles, pero todas las terrestres tienen su base en los vegetales.

Puesto que la fotosíntesis nos proporciona el oxígeno que respiramos, los alimentos que comemos y hasta las mismas moléculas de nuestro ser, todos somos organismos impulsados por el Sol. Sin la fotosíntesis, la vida en la Tierra sería extremadamente difícil, si no imposible.

## Las plantas son nuestra principal fuente de alimento

En un principio, los humanos eran cazadores y recolectores, que se desplazaban de un lugar a otro según dónde intuyeran, por la estación, que habría alimentos disponibles. Comían casi todo lo que podían encontrar, localizar, escarbar, recoger o matar. Nuestros dientes son la prueba de tal herencia: tenemos molares de gran tamaño para moler y masticar, y caninos e incisivos afilados para morder y desgarrar. Entre 12.000 y 14.000 años atrás, algunos grupos de humanos se establecieron para vivir en un mismo lugar durante todo un año, produciendo cultivos y criando animales para procurarse alimento en lugar de depender exclusivamente de lo que la naturaleza proveía. Esta domesticación de plantas y animales se produjo a la vez en diferentes lugares y de distintas maneras. Puesto que estas regiones dieron origen a las posteriores ciudades, que dependían de los alimentos que la agricultura y la ganadería les rendían, estas últimas se convirtieron en la base de la civilización humana, posibilitando el desarrollo de la cultura, el arte y el gobierno (Figura 1.2).

Los primeros agricultores observaron que algunos tipos de plantas alimenticias se cultivaban mejor que otros. Probando y equivocándose, aprendieron cómo recoger y almacenar semillas para el año siguiente, cuándo sembrar y cómo nutrir los vegetales para obtener una cosecha provechosa. Advirtieron que algunos individuos vegetales de un tipo en concreto crecían mejor que otros. A lo largo de los años, guardaban y plantaban semillas de estos vegetales para incrementar la producción alimenticia, convirtiéndose de esta manera en los primeros criadores de plantas.

La obtención de vegetales es hoy un campo formal de estudio. Los Gobiernos estatales y nacionales financian la investigación para aumentar el rendimiento de las cosechas (Figura 1.3). Generalmente, los cultivadores de plantas se centran en mejorar un determinado tipo de cultivo



**Figura 1.2.** **Agricultura antigua.**
Esta pintura en la pared de una tumba egipcia, de aproximadamente 1500 a.C., representa a unos trabajadores que cortan cereales con hoces.



**Figura 1.3.** **Obtención de vegetales moderna.**
El arroz, al ser una fuente de alimento especialmente importante, es objeto de frecuente experimentación dirigida a mejorar su rendimiento, calidad nutricional y resistencia a enfermedades.

para su región. Por ejemplo, los cultivadores de trigo de las Grandes Llanuras de Norteamérica buscan plantas que crezcan lo más rápido posible, porque en esta área la estación de crecimiento es corta. También buscan vegetales resistentes a vientos fuertes, sequías y a las enfermedades habituales.

Pese a la domesticación de numerosas plantas silvestres, la mayor parte de alimentos humanos derivan sólo de unos pocos cultivos, principalmente del maíz, arroz y trigo. El maíz, que probablemente proceda de México, se convirtió en el cultivo más importante en América del Norte y del Sur, mientras que el arroz, proveniente de Asia, es el cultivo más importante en esta zona. El trigo se cultivó por primera vez en Oriente Medio, y es el cultivo más importante en Europa, Oriente Medio y en parte de Norteamérica y África. Los granos de maíz, arroz y trigo son ricos en nutrientes y fáciles de almacenar en ambiente seco. En total, seis cultivos cubren el 80% de la ingesta calórica humana: trigo, arroz, maíz, patatas, mandioca o yuca y boniatos. Ocho cultivos adicionales completan una considerable proporción del 20% restante: plátano, alubias, soja, sorgo, cebada, coco, caña de azúcar y remolacha azucarera.

Además de ser nuestra principal fuente de alimento, los vegetales se utilizan para fabricar muchas bebidas. Las bebidas alcohólicas, como el vino y la cerveza, se fabrican a partir de materiales vegetales ricos en azúcar. El café y el té son bebidas derivadas de las semillas (técnicamente bayas) de la planta de café (*Coffea arabica*) y de las hojas de la planta de té (*véase* el cuadro *Las plantas y las personas* en la página 6). Asimismo, el sirope, rico en fructosa, y que se obtiene del maíz y otros vegetales, sirve como endulzante para muchos refrescos.

Las hierbas secas y las especias se utilizan para diversos fines, como ingredientes culinarios, como ambientadores y como medicinas. Por lo general, el término *especia* se refiere a las partes secas de vegetales tropicales y subtropicales, como canela, clavo, jengibre y pimienta negra (*véase* el cuadro *El fascinante mundo de las plantas* en la página 8). Otras hierbas utilizadas con frecuencia son: mejorana, menta, perejil, romero, salvia y tomillo.

## Muchas medicinas provienen de las plantas

Desde tiempos ancestrales, las personas son conscientes de que los vegetales pueden aliviar los síntomas de numerosas afecciones médicas. Por ejemplo, la infusión de corteza de sauce puede curar las cefaleas. Hoy sabemos que esta corteza contiene ácido salicílico, muy similar en su estructura al ácido acetilsalicílico, más conocido como aspirina. Durante siglos, este conocimiento pasó de boca en boca y fue atesorado por naturalistas que colectaban plantas. Durante el siglo XVI, surgieron libros denominados *herbarios*, que recogían los usos prácticos de los vegetales e intentaban clasificarlos y nombrarlos científicamente, una labor muy útil si tenemos en cuenta que un mismo vegetal podía tener varios nombres comunes.

Gracias al desarrollo de la Química moderna en los siglos XVIII y XIX, los extractos vegetales depositarios de alcaloides y otros compuestos útiles gozaron de una mayor disponibilidad. El alcaloide quinina ha desempeñado un papel especialmente importante en la historia de la Humanidad. A finales del siglo XVII, los médicos repararon en que la corteza del árbol de la quina y el polvo blanco de quinina extraído de la misma podían utilizarse para el tratamiento de la malaria (Figura 1.4). Pese al uso extendido de la quinina y otros medicamentos derivados, la malaria sigue siendo una de las enfermedades más devastadoras del mundo. Cada año es responsable en los países tropicales de la muerte de entre un millón y tres millones de personas, la mayoría de ellas niños. Otro alcaloide utilizado con frecuencia es la efedrina, un potente antihistamínico producido por los arbustos del género *Ephedra*.

## LAS PLANTAS Y LAS PERSONAS

### Degustamos la historia del té

El té, rico en cafeína y ligeramente adictivo, es la bebida más popular del mundo. Tiene su origen en China, hace más de 5.000 años. La leyenda dice que el Emperador Shen Nong observó cómo, accidentalmente, unas hojas de té cayeron en agua hirviendo. Curioso, quiso degustarlo, y así nació la bebida.

Después de ser introducido en Europa hacia 1580, el té se convirtió en una bebida tremendamente popular. A mediados del siglo siguiente, Gran Bretaña, poseedora de una avanzada Marina, había monopolizado el comercio europeo de té. A principios del siglo XIX, el té era ya tan famoso que los británicos comenzaron a importar opio de la India para ofrecérselo a los chinos con el fin de pagar el té y otros productos chinos típicos, como la seda y la porcelana.

El té era también muy conocido en las colonias americanas. Los americanos salvaban el monopolio británico importando té de China a cambio de opio procedente del Imperio Otomano en Constantinopla. A mediados del siglo XVIII, el contrabando de té en las Colonias era un negocio próspero debido a los impuestos británicos existentes sobre las importaciones. Para desalentar a los traficantes, Gran Bretaña disminuyó los impuestos. No obstante, mantuvo un pequeño impuesto para reivindicar su derecho de imponer tributos a los colonos, decisión que provocó en 1773 el motín del Boston Tea Party, uno de los acontecimientos inspiradores de la Revolución Americana. Se produjo un severo boicot al té y, en parte como resultado, el café terminó por convertirse en la bebida favorita de los americanos.

Durante siglos, el té se cultivó únicamente en China y se encontraba estrictamente protegido. En la década de 1840, el botánico escocés Robert Fortune sacó ilegalmente semillas de té de China. Hoy en día, se cultiva en 25 países. La planta precisa un clima cálido, húmedo y un suelo ácido, rico en materia orgánica. Como las hojas se recolectan manualmente, la recogida de las cosechas entraña una ardua labor.




**Hojas de té.** El té se elabora con las hojas perennes de *Camellia sinensis*, un pequeño arbusto.

El inicio del siglo XX fue testigo de dos avances en el uso del té. En la Feria Mundial de Saint Louis de 1904, el dueño de una plantación de té vertió hielo en sus muestras, lo que aumentó su popularidad durante aquel caluroso verano. Éste es el origen del té frío. Por otro lado, las bolsitas de té aparecieron en 1908.

Actualmente, el 90% del té vendido en Estados Unidos es negro, caracterizado porque sus hojas fermentan antes de ser secadas al fuego. Al calentarlas se reduce el contenido de humedad de las hojas de un 45% a un 5%. El té verde, que no se fermenta, representa el resto de ventas normales de té en Estados Unidos. Además, existen infusiones de hierbas fabricadas a partir de flores, bayas, raíces, semillas y hojas de otros vegetales. Por lo general, las infusiones de hierbas no contienen cafeína y brindan una sorprendente variedad de sabores.

Los alcaloides pueden también influir en la fisiología animal al interrumpir la división celular. Los investigadores han utilizado dos alcaloides producidos por la planta vinca pervinca, la vinblastina y la vincristina, para interrumpir la división de células cancerosas y exterminar dichas células. Otros miles de productos vegetales son útiles en la Medicina humana; de hecho, un 25% de las prescripciones realizadas en Estados Unidos contienen al menos un producto derivado de los vegetales.

## Las plantas nos proporcionan combustible, cobijo y productos de papel

En algunas plantas longevas, los tallos se convierten en troncos leñosos, que a veces alcanzan decenas de metros de altura. Lo que conocemos como madera consiste, casi por completo, en células muertas que permiten a los troncos de algunas plantas leñosas adquirir un grosor y una resistencia considerables.








**Figura 1.4.** El árbol de la quina y la quinina.
Los nativos de la Cordillera de los Andes de Sudamérica utilizaban la corteza de quina para curar diversas fiebres. Los exploradores españoles repararon en esta práctica, que originó el descubrimiento de la quinina como tratamiento contra la malaria.

La madera sigue siendo la fuente de combustible más importante para cocinar y producir calor, puesto que gran parte de la población mundial tiene poco o ningún acceso a la electricidad y a los combustibles fósiles, como el petróleo, carbón y gas natural. Los combustibles fósiles son también productos vegetales en sí, pues se formaron hace cientos de millones de años, fundamentalmente a partir de restos fosilizados de vegetales.

Además, la madera es todavía la principal fuente de materiales de construcción, y se utiliza como armazón para la mayoría de las casas y edificios. Incluso la construcción en acero depende indirectamente de los vegetales, pues los hornos de alta temperatura utilizados para fabricar acero usan básicamente combustibles fósiles.

Otro producto vegetal importante es el papel, que puede obtenerse de diversas plantas. La mayor parte del papel que utilizamos está fabricado a partir de pasta derivada de plantas leñosas, como los abetos, pinos o eucaliptos.

Éstos son apenas unos pocos ejemplos de cómo los vegetales nos proporcionan infinidad de productos útiles, además, por supuesto, de ser nuestra fuente básica de alimento y oxígeno. A lo largo de este libro, el texto central y los cuadros de texto *Las plantas y las personas* explorarán la influencia de los vegetales en la vida humana.

## La Biología de la Conservación es un área de investigación compleja

Teniendo en cuenta que los vegetales cubren tantas de nuestras necesidades, debemos asegurarnos de que disponemos de suficientes y también de que las especies vegetales más valiosas no se extingan. Nosotros somos los conservadores o protectores de los recursos de la Tierra. La **Biología de la Conservación** es un importante campo multidisciplinar de la ciencia que estudia maneras para combatir la dilatada extinción de las especies y la pérdida de hábitat básicos. Esta disciplina estudia el impacto de la actividad humana en todos los aspectos del Medio Ambiente y busca formas menos destructivas ecológicamente para la tala de árboles, la construcción de ciudades y, de manera general, para la interacción con los recursos biológicos de la Biosfera, como los bosques.

La población humana, de enorme y rápido crecimiento, ha consumido los recursos madereros de forma más acelerada que su reposición. Por consiguiente, no es de extrañar que la madera suba de precio a medida que mengua el suministro. Aproximadamente la mitad de la tala anual de árboles en Estados Unidos se utiliza para fabricar papel, del cual la mayor parte no se recicla. Sólo existen unos pocos vestigios de rodales antiguos, principalmente en Bosques Nacionales, Parques Nacionales y Reservas Privadas (*véase* el cuadro *Biología de la Conservación* en la página 10).

EL FASCINANTE MUNDO DE LAS PLANTAS

## La pimienta negra: un remedio para la carne podrida

Podría resultarnos algo sorprendente descubrir que los asentamientos europeos en América se produjeron, en gran medida, como resultado de la búsqueda de pimienta negra y otras especias.

La pimienta negra procede de los frutos secos, molidos, del arbusto *Piper nigrum*, originario de la costa Malabar del Suroeste de la India. El fruto de este arbusto es verde, con el interior blanco, y una cobertura exterior de color negro debida a la acción fúngica.

¿Por qué era tan importante la pimienta? En los tiempos previos a la refrigeración, la sal preservaba la carne al mantener las bacterias y hongos bajo control, pero, de esta manera, la carne se volvía poco comible. Al añadir especias como la pimienta negra, la carne salada se hacía más agradable al gusto, razón por la que los marinos solían llevar consigo bolsitas con granos de pimienta.

Durante la Edad Media, los comerciantes traían especias desde Asia hasta Europa a lo largo de rutas comerciales que atravesaban Oriente Medio. Durante mil años, caravanas de camellos cargadas de pimienta negra, clavo, canela, nuez moscada, jengibre y otras especias recorrieron este trayecto. Sin embargo, a partir de 1470, los turcos bloquearon estas rutas terrestres y los europeos pusieron la vista en el océano como vía alternativa hacia Asia. Cristóbal Colón logró ayuda financiera de la Corte Española para encontrar una nueva ruta hacia China y La India. Cuando tocó tierras caribeñas, creyó que había llegado a las islas situadas frente a la costa de La India, y se refirió a los habitantes como «indios» y a las islas como «Las Indias». A pesar de no encontrar pimienta negra, no es de extrañar que los frutos picantes que encontró fueran conocidos más tarde como «pimientos», aunque pertenecieran al género *Capsicum*, un grupo vegetal totalmente distinto. Actualmente distinguimos ambas plantas llamando a una pimienta negra y a la otra pimientos, como los jalapeños y habaneros (chiles típicos de México).

**Pimienta negra.** Los frutos de *Piper nigrum* dan origen a la pimienta negra.

En todo el mundo, cerca de la mitad de los bosques primarios han desaparecido y han sido reemplazados por ciudades, granjas u otros centros de actividad humana. Gran parte de la selva se destruye mediante lo que se conoce como agricultura de «roza y quema», en la que se limpia la zona (Figura 1.5), la tierra se utiliza para el cultivo durante unos pocos años, hasta que los nutrientes del suelo se agotan, y entonces se abandona el lugar. En vista de la importancia de los vegetales, resulta alarmante saber que la actividad humana, en especial, la destrucción de las selvas, provoca la extinción de un gran número de especies vegetales y animales. Las cifras de extinción varían de forma considerable. El biólogo de la Universidad de Harvard, Edward O. Wilson, en su libro *La diversidad de la vida*, calcula, prudentemente, que cada año se extinguen 2.700 especies de organismos. Otros científicos calculan que entre 1990 y 2020 podrían extinguirse entre el 5% y el 40% de todas las especies, incluidos numerosos vegetales que pueden contener compuestos de incalculable valor, útiles para la Medicina. El 20% de todas las especies vegetales tropicales y semitropicales podrían haberse extinguido ya, entre 1952 y 1992. El tema de la Biología de la Conservación será cardinal en el texto principal, en los temas de los cuadros y en el capítulo conclusivo.

## La Biotecnología busca desarrollar nuevos productos a partir de las plantas

Desde los tiempos de la Prehistoria, los humanos han buscado vegetales mejorados que suplieran sus necesidades de manera más eficaz. La ciencia de la Botánica se desarrolló debido a la curiosidad inicial acerca de estos organismos, tan necesarios en nuestras vidas. La **Biotecnología** se encarga de la obtención de vegetales y productos vegetales mejorados mediante técnicas científicas. Ciertamente, tal afán cuenta con una larga historia, que tiene su origen en los primeros agricultores que experimentaron con diferentes semillas. La Biotecnología moderna hace uso de la Química y la Biología (*véase* el cuadro *Biotecnología* en la página 11).

Como cualquier otro organismo, un vegetal contiene información hereditaria en forma de moléculas de **ADN (ácido desoxirribonucleico)**. Concretamente, las secuencias de ADN que comprenden información hereditaria se

denominan **genes** y determinan las características físicas de un organismo. En años recientes, los científicos han sido capaces de mover y modificar genes para producir vegetales con unos rasgos deseados, un método biotecnológico relativamente nuevo conocido como **Ingeniería Genética**. El desarrollo de vegetales modificados genéticamente (MG) ha resultado ser a la vez revolucionario y polémico, pues ha originado tanta controversia que un buen número de personas identifica de forma automática la Biotecnología con la Ingeniería Genética. He aquí una serie de ejemplos de los usos de la Ingeniería Genética en el desarrollo de vegetales MG.

### *«Arroz dorado»*

Como ocurre con otros cultivos importantes, el arroz no contiene las cantidades precisas de algunos nutrientes necesarios y es especialmente pobre en vitamina A. Cada día, en las regiones donde el componente fundamental de la dieta es el arroz, la deficiencia de vitamina A es la causa de ceguera de casi medio millón de niños, y de la muerte de entre uno y dos millones de mujeres embarazadas y de personas con un sistema inmunológico débil. En Suiza, algunos genetistas vegetales han comenzado a trabajar en este problema mediante la adición al arroz de dos genes del narciso y un gen bacteriano. Con estos genes adicionales, el «arroz dorado» resultante puede fabricar un betacaroteno de color dorado, fuente de vitamina A (Figura 1.6).



(a)



(b)

**Figura 1.5.** **Destrucción de las selvas.**

Los vestigios de la agricultura de roza y quema en la Península mexicana de Yucatán (**a**) contrastan fuertemente con (**b**) una selva intacta en el Parque Nacional Braulio Carrillo, en Costa Rica.



**Figura 1.6.** **«Arroz dorado».**

Ingo Potrykus, del Instituto Federal de Tecnología de Suiza, ideó una variedad de arroz modificada genéticamente que pudiera ayudar a alimentar a los niños de todo el mundo. Al inyectar genes de narciso y una bacteria llamada *Erwinia uredovora* en embriones de arroz, Potrykus creó el «arroz dorado», modificado genéticamente para que fabrique betacaroteno, del cual puede obtenerse la vitamina A.

## BIOLOGÍA DE LA CONSERVACIÓN

### El reto de la conservación de los bosques

Antes de la llegada en el siglo XVIII de grandes masas de europeos, Norteamérica estaba plagada de bosques. A finales del siglo XIX, más de la mitad de estos bosques había desaparecido, y la población comenzaba a darse cuenta de que los recursos agrícolas y forestales no eran ilimitados.

El presidente Theodore Roosevelt y el reformista Gifford Pinchot se encontraban entre los primeros defensores de la Conservación, un movimiento consagrado a preservar los recursos naturales mediante su uso apropiado. Pinchot veía una nación «obsesionada por una furia de desarrollo... explotando la riqueza del más rico de los continentes», secundada, además, por la venta de Reservas Forestales pertenecientes al Gobierno a los mejores postores. Pinchot, designado Jefe de la *U.S. Division of Forestry* (División de Selvicultura estadounidense) en 1898, trabajó para preservar los bosques de U.S.A. Después de asumir la Presidencia en 1901, Roosevelt advirtió que, sin la Conservación, los bosques desaparecerían en un plazo de 60 años. En 1905, el Congreso transfirió las Reservas Forestales al nuevo *U.S. Forest Service* (Servicio Forestal estadounidense), con Pinchot al frente. Posteriormente denominados Bosques Nacionales, estas áreas de recursos fueron administradas con el fin de proporcionar, de manera perpetua, el mayor bien para el mayor número de personas.

En un principio, la idea de los Bosques Nacionales no fue bien acogida, especialmente en el Oeste de Estados Unidos. Aun hoy, pese a disponer de Bosques Nacionales, el uso sostenido de los recursos forestales se divisa lejano. En la mente y acción de cada nueva generación debe reavivarse la verdadera noción de la Conservación.

Desde la época de Roosevelt y Pinchot, el mundo se ha convertido en un lugar diferente. En numerosos casos es difícil equilibrar las necesidades actuales con la posibilidad de una futura escasez. Hay tres factores que han incrementado la presión de utilizar los recursos naturales: el alto nivel de vida en los países desarrollados, el crecimiento acelerado de la población y la lucha de los países en desarrollo por alcanzar un nivel de vida aceptable. El ánimo de hacer frente a los retos de la Biología de la Conservación es uno de los puntos en los que se centra este libro.




**Bosque Nacional Gifford Pinchot.** Situado en Washington DC, el bosque engloba el área del Monte Saint Helens, un lugar importante para el estudio de la regeneración vegetal natural tras una erupción volcánica.

### *Plantas resistentes a las plagas*

La adición de un gen bacteriano, llamado gen *Bt*, hace que los cultivos sean resistentes a determinados insectos, lo que permite a los agricultores evitar el uso de pesticidas.

### *Vacunas comestibles*

Los humanos y otros mamíferos aniquilan los organismos invasores portadores de enfermedades mediante la producción de moléculas denominadas *anticuerpos*, que activan el sistema inmunológico. Cuando un gen perteneciente a un organismo causante de una enfermedad se añade a un vegetal, las personas que ingieran ese vegetal pueden desarrollar anticuerpos contra dicha enfermedad. Por ejemplo, una variedad concreta de la bacteria *Escherichia coli* provoca una diarrea responsable de la muerte de dos millones de niños al año. Las patatas depositarias de un gen de dicha bacteria provocaron una respuesta inmunológica de resistencia a la enfermedad en las personas que las comieron. El gen puede añadirse a los plátanos o a otros cultivos habituales en muchos países en desarrollo.

### *Plantas resistentes a toxinas*

Más del 40% de las tierras cultivadas contiene un exceso de iones tóxicos, que reducen e incluso impiden la producción de cultivos. Al añadir determinados genes bacte-



BIOTECNOLOGÍA

## El uso de los vegetales para combatir las bacterias

Imaginemos por un momento que nos encontramos con esta terrible situación: las bacterias han evolucionado hasta ser totalmente resistentes a los antibióticos, que antaño las eliminaban sin problema. Enfermedades como la tuberculosis, que antes se trataba con antibióticos, alcanzan niveles casi epidémicos. ¿Acaso suena increíble? Pues esta «ciencia ficción» está cada vez más cerca de convertirse en la cruda realidad.

Cuando en la década de 1940, se pusieron por primera vez los antibióticos al alcance del público, éste los exaltó como milagrosas medicinas que eliminaban las bacterias con un perjuicio mínimo o inexistente para la persona infectada. Sin embargo, las bacterias son cada vez más resistentes a los antibióticos, y frecuentemente rechazan los antibióticos antes de que estos puedan dañar la célula bacteriana. Algunas variedades de estafilococos *(Staphylococcus)* y otras especies bacterianas son ya resistentes a más de 100 antibióticos.

Ahora que nos encontramos en esta preocupante situación, ¿qué podemos hacer? Entre los investigadores que buscan posibles soluciones se encuentran Frank Stermitz, de *Colorado State University,* y Kim Lewis, de *Tufts University,* que estudian la química de los vegetales y, en especial, las propiedades para combatir enfermedades de alcaloides como la berberina. La berberina, utilizada durante mucho tiempo como medicina por los nativos americanos, se comercializa hoy para aliviar los síntomas de la artritis, diarrea, fiebre, hepatitis y reumatismo. Stermitz y Lewis encontraron berberina en las hojas y en la savia de algunas variedades del vegetal conocido como uva de Oregón, del género *Berberis.* Los primeros estudios de la berberina en tubos de ensayo fueron desalentadores, pues revelaban que el extracto puro poseía poca actividad antibiótica. No obstante, al combinar la berberina con otros compuestos procedentes del vegetal se incrementaba enormemente su actividad antibiótica, rivalizando con los antibióticos más eficaces contra los estafilococos.

¿Qué hizo exactamente que la berberina fuera más eficaz? Stermitz y Lewis descubrieron que la uva de Oregón produce un segundo compuesto, 5'-metoxihidnocarpina *(5'-methoxyhydnocarpin* o *5'-MHC),* que evita que la bacteria rechace a la berberina, permitiendo así que el antibiótico elimine el germen bacteriano. Hoy en día, los investigadores estudian si esta combinación funciona en animales vivos. Con el tiempo, vacunas y nuevos antibióticos, tal vez derivados de los vegetales, podrían controlar esta peligrosa bacteria.

**Uva de Oregón.** La berberina se extrae de este vegetal.

rianos a los vegetales, éstos se vuelven resistentes a iones tóxicos como los compuestos de mercurio, sales de aluminio y cloruro sódico. En algunos casos, las plantas que acumulan determinados iones tóxicos pueden cultivarse y luego extraerse, purificando así los suelos contaminados.

### *Plantas resistentes a los herbicidas*

Las malas hierbas disminuyen la producción de cultivos al competir con éstos por los nutrientes, el agua y el espacio necesarios para el crecimiento. Los científicos han añadido genes a los cultivos para hacerlos resistentes a los herbicidas (productos químicos utilizados para matar las malas hierbas), que pueden utilizarse para eliminarlas sin dañar los cultivos. Muchos de estos herbicidas no poseen efectos conocidos en los animales o en los humanos y pueden, por tanto, utilizarse de manera segura en los cultivos.

En algunos casos, los vegetales pueden desempeñar un papel insólito en los experimentos de Ingeniería Genética realizados con animales. Por ejemplo, los científicos que buscan mecanismos para controlar el dolor han experimentado con las respuestas de ratones a la capsaicina, el alcaloide que hace que los pimientos sean picantes al gusto. Los genes de dichos ratones han sido modificados de forma que no evitan comer pimientos picantes, sino que los comen sin problemas (Figura 1.7). El hecho de que los ratones saboreen una salsa picante puede no parecer un gran paso, pero los receptores celulares que sensibilizan a



**Figura 1.7.** **El uso de las plantas para modificar las respuestas animales.**

Este ratón ha sido modificado genéticamente para carecer del receptor para la capsaicina, el ingrediente que hace que los pimientos chile sean picantes. El ratón se come el habanero picante y muestra, además, una reducción de la sensibilidad a la acidez y al calor. El estudio de la elevada tolerancia de este animal a los chiles puede proporcionarnos información que contribuya al control del dolor en el ser humano.

las personas contra el picor de estos pimientos también responden a otros estímulos de calor y dolor. Estudios más amplios sobre estos ratones y sus respuestas modificadas a la capsaicina pueden proporcionarnos numerosas pistas para saber cómo controlar determinados tipos de dolor.

Pese a que la ciencia de la Ingeniería Genética ha avanzado con rapidez, sus implicaciones sociales no están muy claras. Los cultivos MG han de ser comprobados y regulados para asegurarse de que son inocuos para el consumo humano y de que no ponen en peligro a los animales o al Medio Ambiente en sí. Por ejemplo, algunas personas pueden ser alérgicas a los productos del gen de un organismo introducidos en un cultivo. Los genes resistentes a los herbicidas son susceptibles de escaparse hacia otros vegetales, lo que daría lugar a las llamadas «supermalezas». El polen de los cultivos resistentes a insectos puede ser ingerido por poblaciones de insectos útiles o inofensivos, que morirían.

En la polémica sobre el uso de vegetales MG, es esencial comprender cómo se producen y lo que se puede lograr con ellos. La indiscutible preocupación debe distinguirse del miedo a que los vegetales MG sean el equivalente botánico al monstruo de Frankenstein. Durante siglos, los cultivadores de plantas han producido plantas modificadas genéticamente mediante métodos tradicionales. Las técnicas de la Ingeniería Genética aceleran este proceso y también hacen posible introducir genes procedentes de una amplia variedad de organismos ajenos a los vegetales.

El Capítulo 14 estudia la Biotecnología Vegetal en general y la Ingeniería Genética en particular. Al mismo tiempo, la Biotecnología será un tema recurrente en el contenido de los cuadros que se presentan en el libro.

### Repaso de la sección

1. **¿De qué tres maneras sustenta la fotosíntesis la vida sobre la Tierra?**
2. **¿Cómo satisfacen los vegetales las necesidades humanas diarias?**
3. **¿Cuáles son los mayores retos de la Biología de la Conservación?**
4. **¿Cuáles son algunos de los beneficios potenciales de los cultivos MG? ¿Cuáles son los posibles problemas derivados?**

## Características y diversidad de las plantas

Desde los tiempos de los antiguos griegos hasta la mitad del siglo XIX, los organismos se clasificaban simplemente como vegetales o animales. Se consideraban vegetales si no caminaban, eran verdes y no se alimentaban de otros organismos. Aquéllos que se movían y se alimentaban de otros organismos eran *animales*. Por consiguiente, la categoría de los *vegetales* incluía no sólo organismos como musgos, helechos, pinos y plantas con flores, sino también algas y hongos. Básicamente, las algas estaban incluidas en el grupo porque eran verdes, y los hongos estaban incluidos en gran medida porque no se movían. Sin embargo, hoy en día, los botánicos consideran que las plantas son radicalmente diferentes a los hongos, y también se suelen definir con independencia de las algas.

Al distinguir las plantas de otros organismos, los científicos tienen en cuenta la historia de la **evolución**: todos los cambios que han transformado la vida desde sus inicios hasta la diversidad de organismos actual. A medida que los organismos han evolucionado a través del tiempo, han surgido las diferencias en sus genes, frecuentemente reflejadas en las características morfológicas. No obstante, los intentos de clasificación de los organismos basados en las características externas y en el comportamiento siempre parecen acarrear excepciones. Después de examinar la manera en la que la mayoría de los botánicos definen los vegetales, veremos distintos ejemplos de la diversidad vegetal.

## Características que distinguen a las plantas de otros organismos

Las cinco características siguientes, recopiladas en la Figura 1.8, son las utilizadas más frecuentemente para identificar las plantas y para distinguirlas de otros organismos vivos:

1. Las plantas son eucariotas pluricelulares («muchas células»). En la clasificación moderna, la distinción más simple entre organismos se realiza según el tipo de células, eucariotas o procariotas. Las plantas se encuentran entre los **eucariotas**, organismos cuyas células poseen **núcleo**, membrana (envoltura nuclear) que contiene el ADN celular. Los animales, hongos y protistas, como las algas, también son eucariotas. Los **procariotas** son organismos cuyas células no tienen un núcleo separado, como las bacterias. Más adelante, en el libro, se aportará información sobre los procariotas, protistas y hongos.
2. Casi todas las plantas son capaces de realizar la fotosíntesis. Como las plantas pueden fabricar sus propios alimentos mediante la misma, se les conoce como **autótrofas** («que se alimentan a sí mismas»).

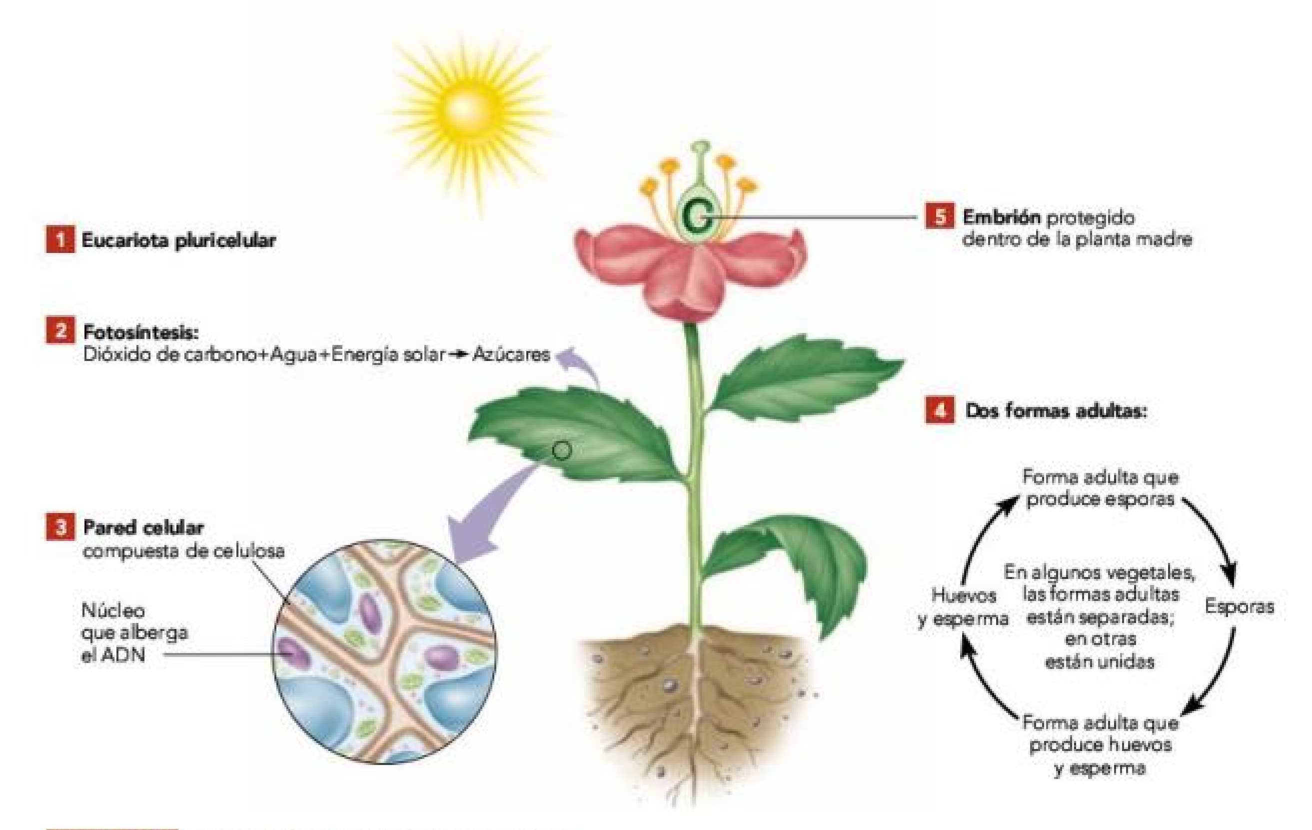



**Figura 1.8. Características típicas de una planta.**
Las características típicas de una planta que aquí figuran corresponden a las descripciones enumeradas en el texto.

En contrapartida, los animales y los hongos son **heterótrofos** («que se alimentan de otros»), pues obtienen los alimentos a partir de otros organismos. Los animales ingieren los alimentos, mientras que los hongos los absorben.

3 Las plantas poseen paredes celulares compuestas principalmente por celulosa. La celulosa es una cadena de moléculas de glucosa. Las paredes celulares ricas en celulosa ayudan a distinguir las plantas de otros eucariotas, ya que las paredes de algas y hongos están compuestas principalmente de otras sustancias, mientras que los animales no poseen paredes celulares.

4 Las plantas presentan dos formas o fases adultas que se alternan para producirse mutuamente. Una de ellas fabrica **esporas**, células reproductoras que pueden convertirse en adultos sin fusionarse con otra célula reproductora. La otra forma adulta fabrica **espermatozoides** (células reproductoras masculinas) u **ovocélulas** (células reproductoras femeninas). El espermatozoide fecunda la ovocélula para crear un **embrión** que da lugar al organismo adulto. En el Capítulo 6 se explica cómo se alternan ambas formas adultas para producirse mutuamente.

5 El embrión pluricelular de las plantas se encuentra protegido dentro de la planta madre. Los embriones protegidos evolucionaron como una forma de adaptación a la vida terrestre, para evitar la desecación del embrión. Esta característica distingue a las plantas de las algas.

Cada una de estas características no es inherente por sí misma a las plantas, pero en conjunto todas son útiles para distinguir las plantas de otros organismos. Particularmente, hay dos características adicionales que ayudan a distinguir las plantas de la mayoría de los animales. A diferencia de la casi totalidad de éstos, las plantas pueden reproducirse de dos maneras. La mayor parte de los animales, una vez alcanzada su madurez, sólo pueden reproducirse mediante **reproducción sexual**, que implica la fecundación de una ovocélula por el espermatozoide y da lugar a hijos distintos a ambos padres. Por el contrario, la progenie vegetal puede concebirse mediante reproducción sexual o **reproducción asexual**, en la que un único progenitor puede tener hijos idénticos a él. Asimismo, el crecimiento vegetal es bastante diferente al animal. Los vegetales pueden crecer durante toda su vida y, debido a que este crecimiento es ilimitado, se conoce como **crecimiento indeterminado**. En contrapartida, un animal prácticamente termina de crecer al convertirse en adulto, un patrón denominado **crecimiento determinado**. La Figura 1.9 compara las características clave de las plantas, animales, hongos, algas y bacterias.

Una vez vistas las características generales de las plantas, haremos un pequeño recorrido a través de la evolución de la vida vegetal. Si pudiéramos comprimir la historia de la Tierra en un solo día, las plantas habrían existido durante las dos últimas horas. Con todo, son antiguos si los comparamos con los humanos, que sólo habrían existido durante el último minuto y medio. La mayoría de las personas asocian de manera inmediata plantas y flores, pero las flores se desarrollaron relativamente tarde, como veremos en el siguiente resumen de los principales tipos de plantas: musgos, helechos, Coníferas (vegetales con piñas), y plantas con flores (Figura 1.10).

## Los musgos se encuentran entre las plantas más simples

Los musgos se encontraban entre las primeras plantas, que evolucionaron a partir de ancestros relacionadas con las algas verdes entre 450 y 700 millones de años atrás. Pertenecen a un grupo de plantas sin flores pequeñas, conocidas como **Briófitos** (del griego *bryon*, «musgo», y *phyton*, «planta»), que poseen una estructura más simple que la del resto de las plantas. Puede resultarnos familiar el musgo que crece en las rocas o que configura tenues alfombras en el suelo forestal. Los musgos nunca crecen más de unos pocos centímetros del suelo porque no están capacitados para el transporte ascendente de agua en el vegetal.

El musgo esfagnáceo o esfagno, que crece en turberas y pantanos, es muy importante para la economía de muchas regiones del mundo (Figura 1.10a). Al descomponerse, genera un sustrato conocido como turba, que puede utilizarse como combustible y también como fertilizante. Además, el esfagno absorbe una cantidad considerable de dióxido de carbono, que de otra manera permanecería en la atmósfera contribuyendo al calentamiento global. El Capítulo 20 estudia la evolución y características de los musgos y otros Briófitos.

## Los helechos y otras plantas del mismo grupo son ejemplos de plantas vasculares sin semillas

La gran mayoría de las plantas son **plantas vasculares**, que evolucionaron a partir de ancestros relacionados con algas verdes aproximadamente en el mismo momento que

| | Bacterias | Algas | Plantas | Hongos | Animales |
|---|---|---|---|---|---|
| **Tipo de célula** | Procariota; unicelulares, pero pueden formar colonias | Eucariota; unicelulares y pluricelulares | Eucariota; pluricelulares | Eucariota; pluricelulares | Eucariota; pluricelulares |
| **Pared celular** | Paredes celulares carentes de celulosa | Las paredes celulares de algunas especies contienen celulosa | Paredes celulares compuestas principalmente de celulosa | Paredes celulares compuestas principalmente por quitina | Sin paredes celulares |
| **Tipo de nutrición** | Varios; algunas son fotosintéticas autótrofas | Fotosintéticas autótrofas | Fotosintéticos autótrofos | Heterótrofos que absorben alimentos | Heterótrofos que ingieren alimentos |
| **Reproducción** | Fundamentalmente asexual | Sexual y asexual; algunas especies presentan dos formas o fases adultas: una que produce esporas y otra que produce ovocélulas y espermatozoides | Sexual y asexual; dos formas o generaciones adultas: una que produce esporas y que produce ovocélulas y espermatozoides; embrión protegido dentro de la planta madre | Sexual y asexual | Fundamentalmente asexual; embrión protegido dentro de la madre en algunas especies, incluidos la mayoría de los mamíferos |
| **Crecimiento** | Indeterminado | Indeterminado o determinado | Indeterminado o determinado | Indeterminado o determinado | Determinado |

**Figura 1.9.** **Comparación de las plantas con otros organismos.**
Como se puede observar, las plantas comparten una o más características con cada uno de estos otros tipos de organismos: bacterias, algas, hongos y animales. No obstante, las plantas difieren de cada uno de estos grupos en uno o más aspectos de la estructura celular, nutrición, reproducción y crecimiento.

los Briófitos. Las plantas vasculares poseen un tejido vascular muy organizado y eficiente, consistente en células unidas en tubos que transportan agua y nutrientes a lo largo del cuerpo del vegetal. Al ser, en general, de mayor tamaño que los Briófitos, las plantas vasculares son más visibles, aunque varían entre diminutas y gigantescas. Las plantas vasculares más simples son las **plantas vasculares sin semillas**, que comenzaron a evolucionar entre 450 y 700 millones de años atrás.

Si pudiéramos viajar 350 millones de años atrás en el tiempo, podríamos ver los continentes unidos en una gran masa de tierra a lo largo del Ecuador, cubierta por neblinosas junglas y pantanos. Los anfibios, algunos de gran tamaño, serían los reyes del mundo animal, sin un reptil, pájaro o mamífero a la vista. Tampoco veríamos plantas con piñas, flores o frutos. Por el contrario, un amplio abanico de plantas vasculares sin semillas dominaría el paisaje, algunas muy parecidas a los helechos modernos. Sin embargo, otras serían enormes árboles de bosque, algunos con ramas parecidas a las de los helechos, pero bastante diferentes a cualquier vegetal conocido actualmente.

Las plantas vasculares sin semillas más conocidas son los helechos, que habitan en regiones húmedas porque sus espermatozoides poseen estructuras microscópicas en forma de cola que deben nadar a través de una capa de agua para llegar a las ovocélulas (Figura 1.10b). El Capítulo 21 explora la evolución y características de las plantas vasculares sin semillas.

## Los pinos y otras Coníferas son ejemplos de plantas sin flores con semillas

En la mayoría de las plantas vasculares, el embrión se encuentra dentro de la **semilla**, una estructura que comprende no sólo el embrión, sino también una reserva de alimentos, envueltos ambos en una cubierta protectora. Existen dos tipos generales de plantas con semillas: plantas con flores y semillas, y plantas sin flores con semillas.

Las plantas sin flores con semillas, conocidas como **Gimnospermas** (del griego *gymnos*, «desnudo», y *sperma*, «semilla»), se desarrollaron por primera vez hace unos 365 millones de años. Sus descendientes modernos



**(a)** Los musgos son el tipo de Briófito más común. Este esfagno produce esporangios marrones que contienen esporas.



**(b)** Los helechos son el grupo más extenso de plantas vasculares sin semillas.



**(c)** La mayor parte de Gimnospermas son Coníferas, con las semillas incluidas en piñas. Los bosques de Coníferas son típicos de climas fríos y de montaña.



**(d)** Las plantas con flores, conocidas como Angiospermas, son, con diferencia, el mayor grupo de vegetales modernos.

**Figura 1.10.** **La diversidad de las plantas.**
Estas imágenes representan los cuatro grupos principales de plantas: Briófitos, plantas vasculares sin semillas, Gimnospermas y Angiospermas.

más conocidos son las plantas leñosas denominadas *Coníferas* (del latín *conifer*, «portador de conos»), cuyas semillas se desarrollan dentro de las piñas. Las semillas están «desnudas» sólo en el sentido de que no están totalmente aisladas dentro de una capa protectora. Por lo general, las Coníferas son árboles de hoja acicular perenne, como el abeto, el pino y la secuoya (Figura 1.10c). Las secuoyas se cuentan entre las plantas más altas del mundo, con alturas a menudo superiores a los 90 metros.

Durante la Era Mesozoica (hace entre 245 y 65 millones de años), cuando los reptiles eran los animales reinantes, las Gimnospermas eran los vegetales dominantes y abarcaban miles de especies. Sin embargo, hoy en día comprenden solamente unos pocos cientos de especies de Coníferas, comunes en las regiones frías cercanas a los polos y en las montañas. El Capítulo 22 estudia la evolución y características de las Gimnospermas.



### La mayoría de las plantas son plantas con flores y semillas, las cuales se encuentran protegidas en frutos

Las plantas con flores y semillas se denominan **Angiospermas** (del griego *angion*, «recipiente», y *sperma*, «semilla») (Figura 1.10d). A diferencia de las semillas de las Gimnospermas, las de las plantas con flores están contenidas en el ovario, que al madurar se convierten en un *fruto*. Pese a que las Angiospermas se desarrollaron hace relativamente poco tiempo, unos 145 millones de años, hoy en día representan la mayor parte de las variedades de plantas existentes. De hecho, existen 20 veces más tipos de plantas con flores que de helechos y Coníferas. Una de las razones por las que las Angiospermas han logrado adaptarse con mayor éxito en múltiples entornos es porque poseen un sistema más rápido para transportar el agua a lo largo del cuerpo vegetal, como veremos en el Capítulo 3. Otra razón por la que están tan extendidas es que sus semillas están encerradas en frutos, que les proporcionan protección adicional y pueden asimismo contribuir a su dispersión. Las plantas con semillas se estudian más extensamente en el Capítulo 23.

Los Briófitos, plantas vasculares sin semillas, Gimnospermas y Angiospermas reflejan cuatro desarrollos evolutivos principales: el origen de los vegetales terrestres a partir de las algas, el origen del tejido vascular, el origen de las semillas y el origen de las flores y los frutos. A lo largo de este libro, el texto principal y los cuadros «Evolución» explorarán la forma en la que han evolucionado estas características en diversos tipos de vegetales. La lista que figura en el Apéndice, al final del libro, muestra la Clasificación científica en grupos de los vegetales.

### Repaso de la sección

1. **Describe las características generales de una planta.**
2. **Describe los tipos principales de plantas.**

## La Botánica y el método científico

Durante el siglo XVII, los botánicos comenzaron a realizar experimentos para determinar cómo crecían los vegetales. Advirtieron, por ejemplo, que una planta en un tiesto ganaba peso de manera considerable a lo largo del tiempo, aunque la cantidad de suelo en el mismo seguía siendo más o menos la misma. Concluyeron, acertadamente, que el agua debía contribuir de forma considerable al crecimiento. El estudio de los vegetales, como cualquier otra ciencia, implica siempre realizar observaciones, formular preguntas acerca de lo que se observa, desarrollar posibles respuestas y comprobar entonces con qué firmeza se sustentan estas respuestas en los hechos. Por lo general, este procedimiento se conoce como *método científico*, aunque no existe uno formal, común a todos los científicos.

### Al igual que el resto de científicos, los botánicos también comprueban las hipótesis

La palabra *ciencia* procede del latín *scientia*, que significa «tener conocimiento». El conocimiento científico es un tipo determinado de conocimiento, diferente del resto, como, por ejemplo, del conocimiento basado en la fe. La ciencia es la búsqueda del conocimiento basada en la observación directa del mundo natural y en la experimentación para probar las conclusiones. Cualquier conclusión que pueda ser investigada mediante la observación de fenómenos naturales está dentro del alcance de la ciencia. Por ejemplo, la proposición de que a partir de las bellotas crecen las petunias puede probarse sembrando bellotas y observando que se obtienen robles. Por el contrario, cualquier afirmación que no pueda probarse mediante la experimentación o la observación está fuera del alcance de la ciencia. Por ejemplo, la afirmación de que el mundo es resultado de la creación divina está fuera del dominio de la ciencia, porque no existe experimento alguno que pueda probar su veracidad. No obstante, se debe tener en cuenta que la ciencia en sí misma se fundamenta en determinadas creencias básicas que no pueden probarse, como la creencia en que las leyes de la Química, la Física y la Biología hoy válidas serán las mismas el día de mañana.

He aquí un ejemplo de este enfoque experimental. Si quisiéramos saber si la luz solar hace crecer la hierba, podríamos llevar a cabo un experimento cubriendo una pequeña parcela de césped con una caja que bloqueara totalmente la entrada de luz. Podríamos predecir que si la luz solar hace que la hierba crezca, entonces la hierba situada bajo la caja debería crecer menos que la hierba no cubierta. Transcurrida una semana, al retirar la caja, descubrimos que la hierba tapada ha crecido más que la descubierta. Aparentemente, en este caso, la hierba ha crecido más en ausencia de la luz solar. (Estudiaremos estos sorprendentes resultados más adelante, en este mismo capítulo.)

Un precoz defensor de la utilización del enfoque experimental fue Sir Francis Bacon (1561-1626) (Figura 1.11), que creía que los científicos de su época confiaban demasiado en los trabajos del filósofo griego Aristóteles (384-322 a.C.). A pesar de que Aristóteles realizó muchas observaciones y escribió volúmenes enteros sobre las ciencias, especialmente sobre Zoología, no siempre fue un observador escrupuloso, y rara vez realizó experimentos para probar sus conclusiones. Por ejemplo, creía que los vegetales no se reproducían sexualmente.

Muchos de los contemporáneos a Bacon admitían las conclusiones aristotélicas sin comprobarlas, aplicando simplemente dichas conclusiones generales a factores específicos. Este razonamiento que nos conduce de lo general a lo específico se conoce como **razonamiento deductivo**. Como ejemplo del mismo, Aristóteles desarrolló la generalización (también conocida como *premisa mayor*) de que los vegetales no cuentan con reproducción sexual. Identificaría entonces un organismo en concreto como vegetal (tesis conocida como *premisa menor*). Sin una observación en profundidad de dicho vegetal concluyó que, puesto que este organismo era un vegetal, no disponía, por tanto, de reproducción sexual, una conclusión basada en la deducción y no en la observación.



**Figura 1.11.** **Sir Francis Bacon.**
Bacon creía firmemente en el poder de la experimentación y en el método científico para desenmascarar la verdad.

Bacon consideró vano limitarse a recopilar datos sin generar posteriores conclusiones basadas en los mismos. Sentía aún menos simpatía por aquellos que exponían conclusiones sin molestarse en cimentarlas con datos. Los describió como arañas tejedoras de redes, elaborando conclusiones limitadas a sus cerebros como «telarañas del aprendizaje, admirables por la finura del hilo y del trabajo, pero carentes de sustancia o provecho». En cambio, Bacon admiraba a aquellos que recopilaban y analizaban datos para alcanzar conclusiones que luego aplicaban, comparándolos con abejas que visitan numerosas flores y utilizan entonces lo que han reunido para fabricar algo útil: la miel.

Bacon creía que los científicos debían comenzar por las observaciones específicas para luego forjar conclusiones generales basadas en las mismas, un proceso conocido como **razonamiento inductivo**. Consideremos, por ejemplo, la observación de que muchos vegetales producen polen, que las abejas transportan de las flores de un vegetal a las flores de otro. Más tarde, la observación revela que parte de la flor polinizada se convierte en un fruto, que contiene semillas que dan lugar a una nueva generación, mientras que las flores no polinizadas no desarrollan frutos ni semillas. Teniendo en cuenta tal información, una conclusión posible sería afirmar que los vegetales disponen de reproducción sexual.

He aquí otro ejemplo de la Botánica para ilustrar cómo funciona el razonamiento inductivo. Podríamos observar que las plantas con flores crecen hacia la luz, y podríamos preguntarnos si son las hojas las que detectan la presencia luminosa (Figura 1.12). En consecuencia, cubrimos las hojas de forma que la luz no las alcance y luego observamos que el vegetal sigue creciendo hacia la luz. Lo intentamos entonces cubriendo las flores, con el mismo resultado. Sin embargo, cuando cubrimos únicamente el extremo o ápice del tallo, observamos que la planta deja de crecer hacia la luz. A partir de tales observaciones, concluimos que es el ápice el que detecta la luz. En realidad, el responsable de este descubrimiento fue el famoso naturalista inglés Charles Darwin, quien publicó el libro *El poder del movimiento en las plantas* en 1880. Más tarde, se descubrió que el ápice responde concretamente a la luz azul.

Aunque no todos los científicos siguen una estricta serie de pasos, las actividades que figuran a continuación, resumidas en la Figura 1.13, describen *grosso modo* cómo se adquiere el conocimiento científico:



(a)



(b)

**Figura 1.12.** **Experimentos de Charles Darwin con tallos que detectan la luz.**

Charles Darwin publicó sus resultados en un repertorio de diferentes estudios científicos, amén de sus trabajos sobre la evolución. Mediante la experimentación, descubrió que el extremo de un tallo detecta la luz.
**(a)** Si se cubre el ápice, el tallo no crece hacia la luz.
**(b)** Si el ápice está desnudo, se tuerce en la dirección de la luz.

1. Observación y recopilación de datos. A menudo, los científicos reúnen información sin tratar de explicarla desde un primer momento. Por ejemplo, muchos tipos de vegetales, en diferentes lugares, parecen crecer hacia la luz. Si nos remitimos al ejemplo previo, diríamos que la luz incide en varias partes del vegetal, y al menos una de ellas debe detectar la luz. Podríamos oscurecer varias zonas del vegetal para ver si todavía sigue tornándose hacia la luz.

   No obstante, las observaciones podrían ser erróneas debido a cambios en el medio o a problemas con el observador o con el equipo. Como sabemos, la visión de un lago lejano en el desierto puede ser una ilusión óptica conocida como *espejismo*. Asimismo, observadores distintos pueden ofrecer descripciones radicalmente diferentes del mismo acontecimiento.
2. Formulación de preguntas críticas. Los científicos formulan cuestiones críticas antes y después de las observaciones. Con respecto a nuestro ejemplo, una pregunta crítica es: «¿Qué zona del vegetal detecta la luz?».
3. Enunciación de la hipótesis. Una **hipótesis** es una respuesta eventual a una pregunta, que intenta enlazar los datos en una relación causa-efecto. Podríamos pensar que la hipótesis es una suposición fundamentada susceptible de comprobación. En nuestro ejemplo, la primera hipótesis es que la hoja detecta la luz e induce el crecimiento del vegetal hacia ella.

   Si un acontecimiento sucede a otro, ello no implica una relación causa-efecto. Si la campana del reloj de una torre suena cada mañana justo después de entrar a clase, no significa que la campana suene cada vez que entramos a clase. Tampoco los gallos son los responsables de la salida del sol, aunque ellos lo creyeran así. Por el contrario, una relación causa-efecto legítima es la visita de una abeja a una flor y la formación de la semilla en la misma. Las abejas transportan polen de un vegetal a otro, lo que puede dar lugar a la fecundación y al consiguiente desarrollo del embrión. Con todo, sólo una meticulosa serie de observaciones suscribió esta relación causa-efecto.
4. Comprobación de la hipótesis. Cada hipótesis sufre comprobaciones críticas que pueden o no apoyarla. Es más: la hipótesis debe ser al menos potencialmente falseable o incorrecta. La afirmación de que «las hojas permiten que el vegetal detecte la luz» es una hipótesis, porque puede comprobarse. Para saber si las hojas detectan la luz, podemos retirarlas o cubrirlas con papel de aluminio para ver si el vegetal sigue creciendo hacia la luz.
5. Aceptación, modificación o rechazo de la hipótesis. Para determinar qué parte de un vegetal detecta la luz, podríamos tener que pasar por varias se-

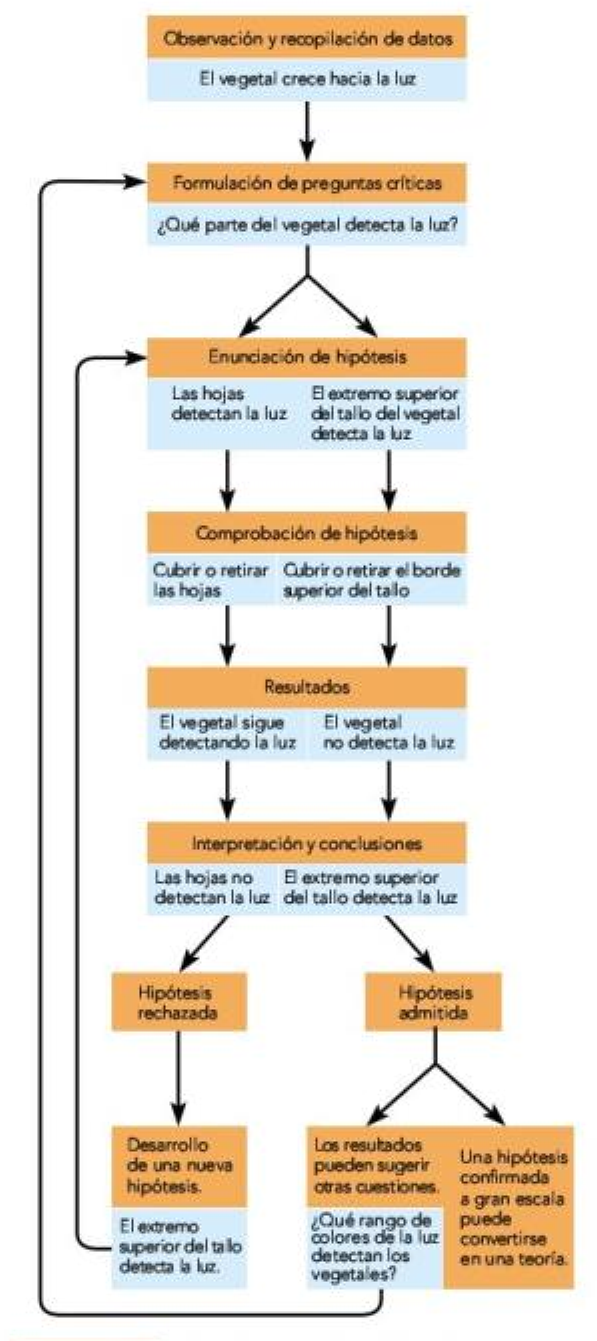



**Figura 1.13.** **Enunciación y comprobación de las hipótesis.**

El método científico consiste en realizar observaciones que conducen a una pregunta. Una o más hipótesis intentarán responderla. Cada hipótesis se comprueba entonces mediante experimentos, que pueden avalarla o no. A tenor de los resultados de la experimentación, la hipótesis se acepta o se rechaza.

ries de proposición, comprobación y rechazo de hipótesis. Por ejemplo, ni las hojas ni los tallos resultan ser la parte del vegetal que detecta la luz. Sólo cuando Darwin oscureció el extremo más superior del tallo, el vegetal cesó de crecer hacia la misma.

Con frecuencia, una hipótesis debe comprobarse bajo condiciones diferentes o durante un período de tiempo mayor. Un ejemplo es el experimento que parecía indicar que la hierba crecía más deprisa en la oscuridad que en la luz. En realidad, esto es cierto sólo a corto plazo. Si colocamos una caja que bloquee toda entrada de luz en una parte del césped, la hierba tapada sufre una elongación más rápida durante unos días. En respuesta a la oscuridad, el tallo crece en busca de la luz, pero si se mantuviera en la oscuridad, la hierba moriría. La hierba necesita la luz solar y la fotosíntesis para producir alimentos para un crecimiento a largo plazo, aunque en términos de días el crecimiento en presencia de la luz sea más lento que en su ausencia.

Una hipótesis fundamentada puede dar lugar a nuevas preguntas. Por ejemplo, ¿de qué manera el ápice, al detectar la luz azul, hace que una planta con flores crezca hacia la luz? ¿Cuál es el receptor de la luz azul en la planta con flores, y por qué el vegetal detecta la luz azul y no la verde? ¿Todos los vegetales detectan la luz de la misma manera?

Si una hipótesis sobrevive a todo desafío, podría ser la explicación correcta, pero podría tener únicamente una aplicación limitada. No en vano, las hipótesis se originan a partir de una serie de experimentos determinados. Por ejemplo, los experimentos sobre la respuesta de los vegetales a la luz podrían realizarse en algunas plantas con flores, pero ¿pueden aplicarse sus resultados a todos los vegetales? Si una hipótesis fundamentada a pequeña escala (en este caso, para las plantas con flores), se avala posteriormente a gran escala (en este caso, para todos los vegetales), se convierte en una **teoría**. En otras palabras, una teoría tiene un campo de aplicación mucho más amplio que una hipótesis fundamentada. Por ejemplo, la evolución se considera una teoría porque la respaldan un sinfín de repetidas observaciones y experimentos referidos a diferentes organismos. Luego, en términos científicos, una teoría está muy fundamentada por las pruebas, en contraste con el uso informal del término para referirse a una explicación sugerida, que no necesariamente ha de estar bien fundamentada.

La mayoría de las hipótesis científicas deberían tener una vida corta, porque, se revisan y quizás descartan después que se comprueban. Aunque, de manera idealista, los científicos deberían ser objetivos, a veces son subjetivos, como cuando se muestran reacios a rechazar una hipótesis favorita porque les parece que debería ser correcta. Por lo general, el buen trabajo científico es como resolver un misterio o como la labor de un audaz detective. No necesariamente debemos saber «cómo se resolverá todo al final», pero si somos lógicos y concienzudos, aprenderemos mucho y nos divertiremos durante el proceso.

## La Botánica comprende muchos campos de estudio

Hoy en día, los botánicos estudian muchos aspectos de los vegetales (Figura 1.14):

- Los sistemáticos vegetales estudian la historia evolutiva de los vegetales. Otorgan nombres científicos a vegetales recién descubiertos y participan en estudios para identificar y preservar las especies que están en peligro de extinción o que se ven amenazadas.
- Los fisiólogos vegetales estudian el funcionamiento de los vegetales, centrándose en aspectos como la fotosíntesis, la floración y la acción de las hormonas. Los fisiólogos estudian la acción de los genes y los métodos para aislar aquéllos que son útiles, con el fin de trasladarlos de un vegetal a otro.




**Figura 1.14.** Un botánico en su lugar de trabajo.
Este botánico estudia los efectos de los compuestos que regulan el crecimiento y desarrollo de los vegetales.

- Los anatomistas vegetales analizan cómo se relaciona la estructura de los vegetales con sus funciones. Los paleobotánicos estudian la anatomía de vegetales fósiles para determinar su relación evolutiva con los vegetales existentes. Algunos anatomistas buscan genes que determinan el desrrollo de determinadas estructuras y tipos de células.
- Los morfólogos vegetales se interesan por los ciclos vitales de los vegetales y, en especial, por su forma de reproducción. También estudian la evolución vegetal y cómo han variado los ciclos vitales y la anatomía a lo largo del tiempo.
- Los ecólogos vegetales determinan cómo se relacionan las plantas con otros organismos en su medio y cómo satisfacen sus necesidades frente a variables como la temperatura y las precipitaciones. Algunos ecólogos estudian los efectos del ser humano en el Medio Ambiente y cómo éste ha contribuido al aumento de la tasa de extinción de especies vegetales.
- Los genetistas vegetales investigan la transferencia de información genética de una generación a la siguiente. Como ya hemos leído, la Biotecnología Vegetal y la Ingeniería Genética pueden mejorar los cultivos en la agricultura.

En los últimos años, estas disciplinas botánicas tradicionales se han interrelacionado. Por ejemplo, un ecólogo vegetal podría hacer uso de la Fisiología y la Genética en experimentos dirigidos a estudiar un gen específico productor de un alcaloide que disuade a los insectos depredadores. Un morfólogo podría utilizar técnicas fisiológicas y bioquímicas para investigar una enzima que controla el desarrollo de las células espermáticas del polen de una planta con flores. Un anatomista, un fisiólogo y un genetista podrían trabajar en conjunto para descubrir cómo una mutación puede impedir que un vegetal absorba agua de manera eficaz. Los descubrimientos en un determinado campo de la Botánica suelen tener consecuencias en otros campos.

## Los botánicos estudian, además, las algas, los hongos y los microorganismos causantes de enfermedades

Además de estudiar la variedad de plantas, los botánicos investigan otros organismos fotosintéticos, como las algas (Capítulo 18) y las bacterias fotosintéticas. El estudio de las algas permite un mejor entendimiento de la evolución de los primeros vegetales a partir de antepasados simila-

res a las algas. Los estudios en otros organismos fotosintéticos nos aporta también un conocimiento más extenso de los mecanismos fotosintéticos y el papel de la fotosíntesis en sí. No en vano, las algas y las bacterias fotosintéticas llevan a cabo prácticamente la mitad de la fotosíntesis mundial.

Los hongos no son fotosintéticos, pero también se distinguen de las plantas por muchos otros aspectos (Capítulo 19). De hecho, un gran número de científicos, basándose en análisis de ADN, cree que los hongos están más íntimamente relacionados con los animales que con las plantas. Sin embargo, los botánicos suelen estudiar también los hongos porque tienen similitudes con las plantas y además afectan a éstas y a las personas. Por otro lado, algunos ayudan a las raíces a absorber minerales, mientras que otras son importantes en la producción alimenticia para el hombre o como fuente de antibióticos. Los botánicos también estudian la forma en que los hongos provocan enfermedades en los vegetales y animales. Asimismo, investigan la manera en que microorganismos como las bacterias provocan enfermedades en los vegetales y cómo afectan los virus a estos últimos.

Los botánicos se interesan o se implican en tareas muy variadas. Dentro del mundo académico, son profesores, catedráticos e investigadores en colegios, institutos y universidades. Por otro lado, trabajan como guardabosques, agentes forestales, asesores ecológicos, etc. Las empresas de Ingeniería Genética y las compañías farmacéuticas los contratan para investigar sobre plantas útiles y medicinas. Se convierten en granjeros, paisajistas y horticultores, es decir, se especializan en el cultivo de frutas, hortalizas, flores y plantas ornamentales. A veces se especializan en el estudio de determinados tipos de vegetales, como hierbas, uvas para vino, flores ornamentales, hierbas autóctonas o plantas resistentes a las sequías para céspedes y jardines.

Como hemos visto, los botánicos forman parte de numerosas áreas de investigación con respecto a una impresionante variedad de vegetales y organismos relacionados, los cuales influyen enormemente en nuestras vidas. Los vegetales se estudian porque son formas de vida fascinantes por dentro y por fuera, pero también podríamos pensar que los estudiamos porque nuestras vidas dependen de ellos, y así es.

## Repaso de la sección

1. **¿Cuál es la diferencia entre razonamiento deductivo y razonamiento inductivo?**
2. **Describe, en términos generales, cómo se adquiere el conocimiento científico.**
3. **¿Qué diferencia hay entre una hipótesis fundamentada y una teoría?**
4. **¿Cuáles son algunos de los campos de estudio de un botánico?**

# RESUMEN

## La importancia de las plantas

**La fotosíntesis sustenta la vida en la Tierra (págs. 3-4)**
La fotosíntesis sustenta la vida en la Tierra de tres maneras: (1) Mediante la producción de oxígeno, que la mayor parte de organismos necesita para liberar la energía almacenada en los alimentos; (2) proporcionando energía de forma directa a los vegetales y, por consiguiente, de manera indirecta a otros organismos a través de las cadenas alimenticias, y (3) por medio de la producción de azúcares y otras moléculas, que son los bloques de construcción de la vida.

**Las plantas son nuestra principal fuente de alimento (págs. 4-5)**
La agricultura permitió a los primeros humanos establecer asentamientos anuales basados en la agricultura y la ganadería. Los primeros agricultores optimizaron los cultivos mediante el mejoramiento de vegetales. Los productores vegetales modernos se encargan de optimizar el rendimiento de los cultivos desarrollando vegetales con un crecimiento más rápido y resistentes a enfermedades. Alrededor del 80% de los alimentos mundiales procede del trigo, arroz, maíz, patatas, boniatos y mandioca o yuca. Las plantas son fuente de ingredientes para bebidas como el café, té y refrescos, así como de hierbas secas y especias.

**Muchas medicinas provienen de las plantas (págs. 5-6)**
Los vegetales han sido utilizados como medicinas durante siglos. La Química moderna ha puesto al alcance un mayor número de extractos vegetales con contenido en alcaloides y otros compuestos útiles. Un 25% de las prescripciones realizadas en Estados Unidos son de productos vegetales.

**Las plantas nos proporcionan combustible, cobijo y productos de papel (págs. 6-7)**
La madera, que consiste fundamentalmente en células muertas del tronco de los árboles, es la principal fuente combustible para cocinar y producir calor en el mundo. Los combustibles fósiles están compuestos básicamente por restos vegetales fosilizados. La madera proporciona materiales para la construcción y productos de papel.

**La Biología de la Conservación es un área de investigación compleja (págs. 7-8)**
La Biología de la Conservación estudia la forma de conservar los recursos biológicos. Aproximadamente la mitad de los bosques primarios del mundo han desaparecido, y la reciente destrucción de las selvas podría provocar la extinción de miles de especies útiles.

**La Biotecnología busca desarrollar nuevos productos a partir de las plantas (págs. 8-12)**
La Biotecnología Vegetal se encarga del mejoramiento de los vegetales y sus productos derivados. Comprende la Ingeniería Genética, una metodología que utiliza la transferencia y modificación de genes. Los vegetales modificados genéticamente (MG) son fuente de nutrición y de vacunas, y son resistentes a las pestes, a los minerales tóxicos del suelo y a los herbicidas. Debemos distinguir entre una preocupación razonable y un miedo infundado con respecto a los vegetales MG.

## Características y diversidad de las plantas

**Características que distinguen a las plantas de otros organismos (págs.13-14)**
Las plantas son eucariotas pluricelulares que poseen paredes celulares compuestas fundamentalmente por celulosa. Casi todas son capaces de realizar la fotosíntesis, presentan una forma adulta que produce esporas y otra forma adulta que produce ovocélulas y espermatozoides, y poseen un embrión pluricelular que se encuentra protegido dentro de la planta madre. El conjunto de estas características ayuda a distinguir a las plantas de los animales, hongos, algas y bacterias.

**Los musgos se encuentran entre las plantas más simples (pág. 14)**
Los Briófitos, que comprenden los musgos y otras pequeñas plantas sin flores afines, se encontraban entre los primeras plantas terrestres.

**Los helechos y otras plantas del mismo grupo son ejemplos de plantas vasculares sin semillas (págs. 14-15)**
La mayoría de las plantas son plantas vasculares que constan de tejido vascular, formado por tubos celulares que transportan el agua y los nutrientes. Los helechos son las plantas vasculares sin semillas más comunes.

**Los pinos y otras Coníferas son ejemplos de plantas sin flores con semillas (págs. 15-16)**
La mayoría de las plantas vasculares posee semillas, estructuras que engloban un embrión y una reserva de alimentos. Las Gimnospermas son plantas con semillas sin flores, como los pinos. La palabra *Gimnosperma* quiere decir «semilla desnuda», pero únicamente porque éstas no se encuentran protegidas por completo dentro de una capa protectora.

**La mayoría de las plantas son plantas con flores y semillas, las cuales se encuentran protegidas por frutos (pág. 17)**
Las plantas con flores y semillas, conocidas como Angiospermas, son el tipo de planta más común. Las Angiospermas se adaptan mejor a muchos medios gracias a su rápido sistema de transporte de agua y porque las semillas se encuentran protegidas dentro de los frutos. Hay cuatro niveles de desarrollo evolutivo principales en los vegetales: el establecimiento de los vegetales en el medio terrestre, el origen del tejido vascular, el origen de las semillas y el origen de las flores y frutos.

## La Botánica y el método científico

**Al igual que el resto de científicos, los botánicos también comprueban las hipótesis (págs. 17-21)**
El conocimiento científico parte de la observación directa y de la experimentación para comprobar las hipótesis. El proceso comprende: (1) observación y recopilación de datos, (2) formulación de preguntas críticas, (3) enunciación de hipótesis, (4) comprobación de la hipótesis y (5) aceptación, modificación o rechazo de la hipótesis. Una hipótesis bien fundamentada puede probarse a mayor escala y convertirse en una teoría, como la teoría de la evolución.

**La Botánica comprende muchos campos de estudio (pág. 21)**
Los botánicos estudian numerosos aspectos de los vegetales, como la evolución, funciones, estructura, ciclos vitales y reproducción, Ecología y Genética. Los botánicos trabajan en áreas como la docencia, administración de bosques y parques, Ecología, Ingeniería Genética, industria farmacéutica, agricultura, paisajismo y horticultura.

**Los botánicos estudian, además, las algas, los hongos y los microorganismos causantes de enfermedades (págs. 21-22)**
El estudio de las algas y otros organismos fotosintéticos ayuda a los botánicos a saber más acerca de la fotosíntesis. Éstos estudian cómo favorecen o perjudican los hongos a plantas y humanos, y cómo los microorganismos y los virus provocan enfermedades en ambos.

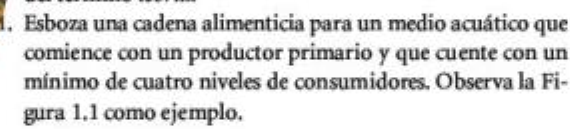
## Cuestiones de repaso

1. ¿Cómo posibilita la fotosíntesis la vida en la Tierra?
2. ¿En qué sentido la agricultura representa una base para la civilización humana?

3. Cita algunos ejemplos sobre el uso de los vegetales en la Medicina.
4. Explica por qué los vegetales son, directa o indirectamente, fuente de la mayor parte de la energía del mundo.
5. ¿De qué se compone la madera? ¿Cuáles son algunos de los usos más comunes de la madera y de sus derivados?
6. ¿De qué forma está relacionada la Biología de la Conservación con los vegetales?
7. ¿Son Biotecnología Vegetal e Ingeniería Genética sinónimos? Explícalo.
8. ¿Por qué algunos botánicos desarrollan cultivos MG? ¿Cuáles son algunos de los problemas potenciales que presentan los cultivos MG?
9. ¿Cuáles son las cinco características más utilizadas para definir una planta?
10. ¿Cuáles son los principales cambios evolutivos en el desarrollo vegetal?
11. Describe brevemente cada uno de estos cuatro tipos principales de plantas: Briófitos, plantas vasculares sin semillas, Gimnospermas y Angiospermas.
12. ¿Cuál es la base del conocimiento científico?
13. ¿Cuál es la función del razonamiento inductivo en el método científico?
14. Nombra algunos subcampos dentro de la Botánica.

## Cuestiones para reflexionar y debatir

1. ¿Por qué crees que muchas personas no reparan en lo importante que es la existencia de los vegetales? ¿Qué les dirías?
2. Explica qué quiere decir la afirmación: «Los vegetales no nos necesitan, pero nosotros sí a ellos».
3. ¿En qué sentido dirías que los vegetales también nos necesitan?
4. Elige uno de los vegetales MG mencionados en el capítulo y argumenta los posibles beneficios y problemas que deberían tenerse en cuenta para decidir si utilizarlo o no, y de qué manera.
5. Algunas personas insisten en que todos los alimentos deberían etiquetarse para saber si contienen ingredientes modificados genéticamente. ¿Estás de acuerdo? Explica por qué.
6. ¿Por qué una hipótesis debe ser potencialmente falseable?
7. La afirmación: «Un soltero es un hombre no casado», ¿es una hipótesis? Explica por qué.
8. Repasa los «pasos» del método científico. ¿Por qué crees que los científicos no siempre siguen estrictamente su orden? Señala algunos ejemplos.
9. Formula una pregunta sobre los vegetales y expón un enfoque científico que responda a la misma. Por ejemplo, una pregunta podría ser: «¿Cómo puede influir la poda de una rama en el crecimiento de un árbol?».
10. ¿De qué manera refleja la afirmación: «La evolución es sólo una teoría» un mal entendimiento del significado científico del término *teoría?*



11. Esboza una cadena alimenticia para un medio acuático que comience con un productor primario y que cuente con un mínimo de cuatro niveles de consumidores. Observa la Figura 1.1 como ejemplo.

## Conexión evolutiva

Consideremos los siguientes tipos de plantas: musgos, helechos, Coníferas y plantas con flores. Comenzando por los helechos y continuando por las Coníferas y las plantas con flores, enumera las características diagnósticas de cada grupo que son ajenas al siguiente. ¿Cuáles de estas características representan las tendencias evolutivas del reino vegetal? Explica por qué.

## Para saber más


Bacon, Francis, y Peter Ubach. *Novum Organum: With Other Parts of the Great Instauration.* Chicago, Open Cour, 1994. Una nueva edición didáctica del gran trabajo de 1620 de Bacon, en el que argumenta que los científicos necesitan realizar observaciones minuciosas en lugar de encomendarse a la tradición.

Desowitz, Robert S. *The Malaria Capers: More Tales of Parasites and People, Research and Reality.* Nueva York: W. W. Norton, 1993. Pese a la existencia de la quinina, la malaria sigue siendo responsable de la muerte de al menos un millón de personas al año, niños en su mayoría. Este libro incluye numerosas historias de personas que padecieron malaria y lucharon contra ella.

Desowitz, Robert S. *Who Gave Pinta to the Santa María?: Torrid Diseases in a Temperate World.* San Diego: Harcourt Brace, 1998. Un libro cautivador acerca de las enfermedades tropicales, en especial la malaria, utilizando como base la historia de América.

Hobhouse, Henry. *Seeds of Change. Six Plants That Transformed Mankind.* Nueva York; Harper and Row, 1999. Contiene detalles e historias fascinantes sobre cómo han influido los vegetales en la historia y en los acontecimientos humanos.

Simpson, B. B., y M. Conner-Ogorzaly. *Economic Botany: Plants in Our World,* 2nd Edition. Nueva York: McGraw-Hill, 1995. Aporta numerosos ejemplos de vegetales importantes para los humanos en muchos y diversos sentidos.

UNIDAD UNO

# Estructura de las plantas



# 2

# Estructura de las células y ciclo celular



Este alga de agua dulce común (*Spyrogyra*) crece hasta formar largas hebras de células.

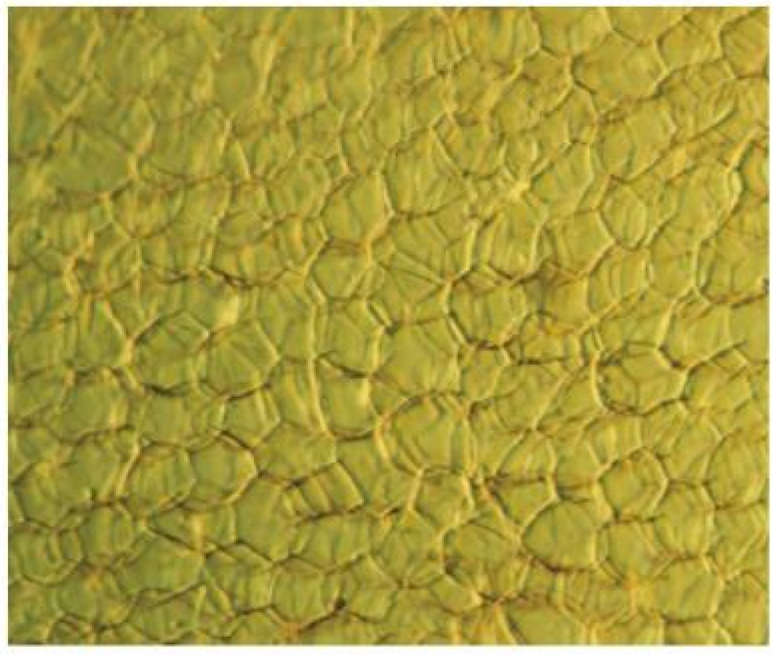
Antes del siglo XVII, nadie sabía que los organismos de gran tamaño estaban formados de numerosas y pequeñas unidades vivas denominadas *células*. Las células son estructuras invisibles al ojo humano, pues su tamaño es microscópico. Suelen tener un diámetro de entre 1 y 300 micrómetros (µm). Un micrómetro es la millonésima parte de un metro. Para hacernos una idea, un diámetro de 300 µm equivaldría tan sólo a una tercera parte de un milímetro, o a veinticinco centésimas de un centímetro. Por ello, la aparición de los primeros microscopios a finales del siglo XVI abrió las puertas de una nueva era para la ciencia.

El científico inglés Robert Hooke (1635-1703) fue la primera persona en ver una célula (*véase* el cuadro *Las plantas y las personas* en la página 30). En 1665, observó células vegetales en un trozo de corteza de roble, utilizando para ello un microscopio compuesto por un objetivo de varias lentes que él mismo había diseñado y construido. Ese mismo año publicó *Micrographia*, obra en la que incluía las ilustraciones de sus descubrimientos microscópicos. Hooke usó el término *célula* para referirse a esos diminutos compartimentos presentes en la corteza del roble porque le recordaban a las celdas en las que habitaban los monjes. La palabra *célula* proviene del término latino *cella*, que significa «habitación pequeña».

Con el transcurso de los años, los nuevos descubrimientos celulares han atraído por igual la atención de la comunidad científica y no científica. Y es que observar las células es un espectáculo emocionante y maravilloso. En este capítulo, analizaremos el mundo de las células y comprobaremos por qué constituyen la base de la vida de un organismo, cómo se organizan y de qué manera se dividen para crecer y reproducirse.



Ilustración de Robert Hooke donde se aprecian las células de corcho vistas a través de su microscopio.



Corcho visto a través de un microscopio óptico moderno.

# Introducción a las células

Todo organismo vivo está compuesto por una o más células. La mayoría de las células son microscópicas, y por tanto invisibles, o casi, al ojo humano. ¿Por qué las células son tan pequeñas? La razón está en la proporción entre la superficie y el volumen de la célula. A medida que una célula crece, su radio (r), volumen y área de superficie aumentan. Sin embargo, el volumen ($r^3$) crece más que su superficie ($r^2$), y esta proporción se mantiene, independientemente de la forma de la célula. Una célula debe ser relativamente pequeña para que su superficie, que controla la entrada de oxígeno, agua y nutrientes, pueda cubrir sus necesidades internas. Si una célula crece demasiado, su material genético no podría proporcionar información lo suficientemente rápido como para cubrir sus necesidades.

Aunque de tamaño pequeño, las células no son simples en absoluto, ya que llevan a cabo un amplio abanico de funciones que sustenta la vida de los organismos. Para llegar a comprender el mundo vegetal, o cualquier otro, es necesario analizar primero la estructura y la función de las células.

## Los microscopios nos descubren el mundo celular

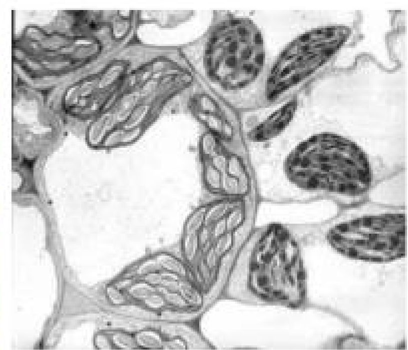
Los microscopios son las ventanas a través de las cuales observamos las células. Si bien su poder de aumento ha mejorado considerablemente con el paso de los años, el principio básico continúa siendo el mismo. Un **microscopio óptico** utiliza lentes de vidrio para desviar la trayectoria de la luz visible, creando así una imagen aumentada (Figura 2.1a). Un microscopio óptico moderno puede llegar a tener una resolución de 200 nanómetros (nm), o lo que es lo mismo, puede aumentar hasta 1.000 veces la imagen captada por el ojo humano.

La llegada en 1939 del **microscopio electrónico**, que enfoca los electrones con una lente magnética, trajo consigo todo un mundo de descubrimientos celulares. El **microscopio electrónico de transmisión (MET)** nos revela la estructura interior de la célula haciendo que los electrones atraviesen una sección muy fina de tejido (Figura 2.1b). Un MET puede aumentar el tamaño de un objeto hasta 100.000 veces, lo que brinda a los científicos la posibilidad de observar estructuras celulares de hasta 2 nm, representando una gran ventaja frente al microscopio óptico. Otro modelo de microscopio electrónico es el llamado **microscopio electrónico de barrido (MEB)**, que dispara electrones hacia un espécimen para revelar la estructura de su superficie, generando normalmente una vista 3D muy detallada (Figura 2.1c). Un MEB alcanza aumentos de hasta 20.000 veces, lo que facilita minuciosas vistas de células, grupos celulares y pequeños organismos, o partes de ellos.

Por lo general, el microscopio óptico y el microscopio electrónico de barrido son los más útiles a la hora de observar estructuras que están fuera del alcance del ojo humano. El microscopio electrónico de transmisión es el



**(a)** Micrografía óptica de unas células con cloroplastos



**(b)** Micrografía electrónica de transmisión de unas células con cloroplastos



**(c)** Micrografía electrónica de barrido del polen

**Figura 2.1.** Tipos de micrografías y microscopios básicos.

**(a)** Esta micrografía se obtuvo con un microscopio óptico moderno, en el cual una lente aumenta primero la imagen, que otra lente ocular aumenta de nuevo y luego invierte. **(b)** Esta micrografía se obtuvo con un microscopio electrónico de transmisión, cuyo diseño básico es el mismo que el del óptico, salvo que las lentes de vidrio se sustituyen por lentes magnéticas. **(c)** Esta micrografía se obtuvo con un microscopio electrónico de barrido, que dispara electrones a la superficie del objeto. Un ordenador analiza las trayectorias de los electrones y produce la imagen.

LAS PLANTAS Y LAS PERSONAS

## Pioneros del microscopio

Robert Hooke fue un virtuoso de la ciencia, que realizó descubrimientos en campos tan diversos como la Biología, la Física o la Astronomía. Según su biografía de 1705, Hooke era «un genio activo, inquieto e infatigable, que siempre durmió poco hasta el día de su muerte, acostándose muy a menudo a las dos, las tres o incluso las cuatro de la mañana».

Hooke estableció una relación con un científico aficionado holandés llamado Antonie van Leeuwenhoek (1632-1723), que fabricó cientos de diminutos microscopios de pocos centímetros de altura con una sola lente. Hoy en día, parecerían más violines en miniatura que microscopios, pero en su tiempo proporcionaron aumentos de hasta 500 veces con una distorsión mínima. Estos microscopios diferían sobremanera de los instrumentos empleados por aquel entonces, que consistían en tubos de aproximadamente un metro de altura. Dichos tubos contenían dos o más lentes con diferentes formas fabricadas a partir de vidrio soplado, que después se lanzaba intencionadamente al suelo con la esperanza de conseguir fragmentos que presentaran las propiedades ópticas de las lentes. En efecto, estas lentes sí aumentaban, pero también distorsionaban la imagen, y la adición de una segunda lente no hacía más que incrementar la distorsión. En contrapartida, van Leeuwenhoek se convirtió en una relevante figura de la Microscopía, esto es, el uso de los microscopios, al ser la primera persona en fabricar microscopios de gran aumento con una sola lente que no distorsionaban el objeto observado.

Van Leeuwenhoek encontraba microbios allá donde miraba. Sostenía que «hay más animales viviendo en la capa de suciedad que cubre los dientes de un hombre que personas en un reino». En noviembre de 1677, Hooke confirmó la sorprendente aserción de van Leeuwenhoek de que en las gotas de agua estancada existía diminuta vida animal. A van Leeuwenhoek no le sorprendió el hecho de que hubiese personas que dudasen de la veracidad de sus observaciones. En una ocasión, escribió: «No me extraña en absoluto ya que es muy difícil comprender tales cosas si no llegan a verse». En su exposición, Hooke escribió que los animales estaban «perfectamente formados» con «unos curiosos órganos de locomoción que les permitían moverse con gran habilidad, girarse, quedarse quietos, acelerar y retrasar la marcha a su antojo». Las contribuciones a la Microscopía de van Leeuwenhoek y Hooke inauguraron una nueva etapa en la ciencia.






**Microscopios de Antonie van Leeuwenhoek (izqda.) y Robert Hooke (dcha.).** He aquí una réplica de un microscopio de una sola lente, de hasta 500 aumentos, fabricado por van Leeuwenhoek, y que resulta más parecido a un diminuto violín. Los microscopios de Robert Hooke, fabricados por el londinense Christopher Cock, eran grandes estructuras tubulares cuya iluminación provenía de una lámpara de aceite.

más adecuado para obtener imágenes de gran aumento de una estructura celular. En este libro aparecen las escalas al lado de cada imagen microscópica o micrografía como referencia del tamaño. La leyenda de la fotografía indicará si la imagen es de una micrografía óptica (MO), una micrografía electrónica de transmisión (MET) o una micrografía electrónica de barrido (MEB), y si se ha resaltado con colores. En la Figura 2.2 se aprecian los diferentes tipos de objetos que se pueden observar con cada modalidad de microscopio.

## La célula es la base de la estructura y reproducción de un organismo

Durante los siglos XVII y XVIII, cuando los científicos utilizaban el microscopio óptico para observar los organismos con detalle, las nociones sobre las células seguían progresando. No obstante, hubo que esperar hasta mediados del siglo XIX para que surgiese una teoría sobre la naturaleza y el significado de las células. En 1838, el botánico alemán Matthias Schleiden concluyó que los estudios microscópicos de la estructura vegetal confirmaban que todas las partes de los vegetales están compuestas por células. Es más, las paredes celulares de las células vegetales hacían fácilmente visibles las fronteras entre las mismas, incluso a través de sencillos microscopios ópticos. Por el contrario, las células animales, que no poseen paredes celulares, no podían distinguirse con tanta facilidad. Sin embargo, en 1839, el biólogo alemán Theodor Schwann confirmó también la constitución celular de los animales. En 1855, otro botánico alemán, Rudolf Virchow, dio un paso más allá al afirmar que las células sólo podían originarse a partir de otras células ya existentes. El conjunto de estas observaciones se conoce como **teoría celular**, que puede resumirse en tres grandes puntos:

1. Todos los organismos están compuestos de una o más células.
2. La célula es la unidad básica en la estructura de todo organismo.
3. Todas las células se originan a partir de células ya existentes.

En definitiva, la teoría celular afirma que la célula es la base de la estructura y reproducción de un organismo. ¿No es increíble pensar en las consecuencias que se desprenden de una teoría tan simple? Las células microscópicas crean organismos que abarcan desde algas unicelulares hasta gigantescas secuoyas. A través del proceso de división celular, una única célula puede convertirse en un

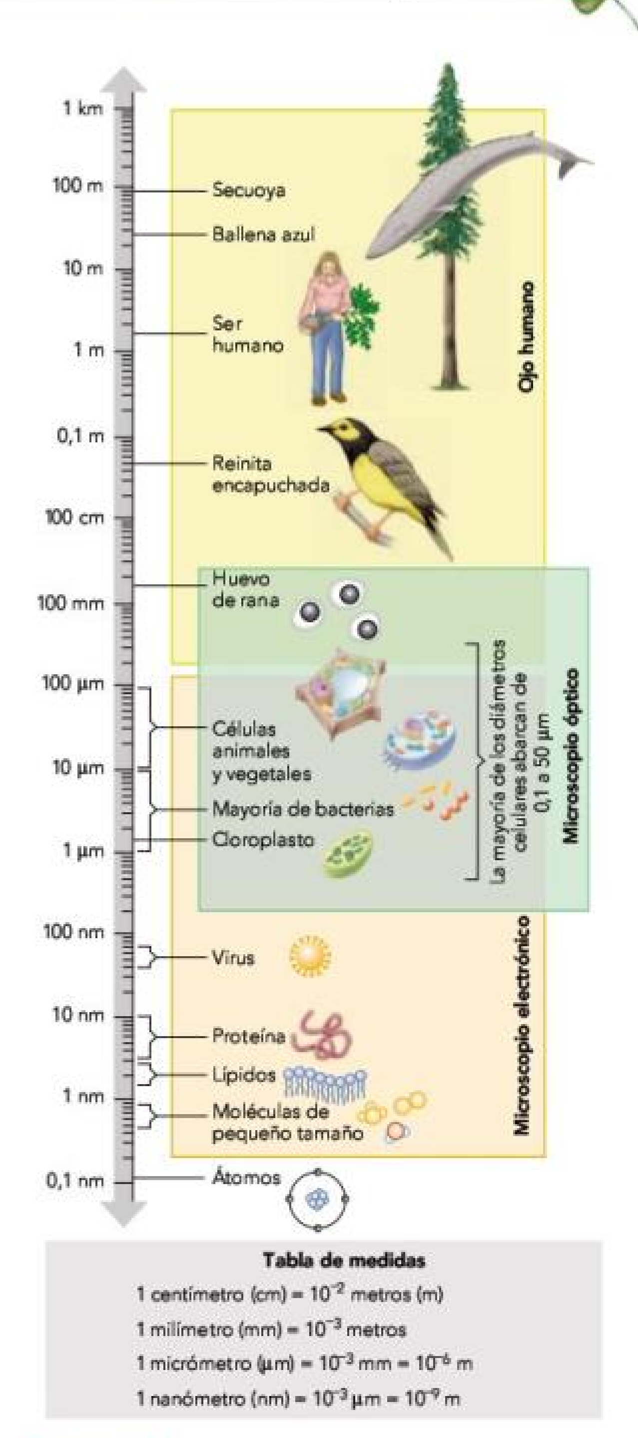



**Tabla de medidas**

1 centímetro (cm) = $10^{-2}$ metros (m)

1 milímetro (mm) = $10^{-3}$ metros

1 micrómetro (µm) = $10^{-3}$ mm = $10^{-6}$ m

1 nanómetro (nm) = $10^{-3}$ µm = $10^{-9}$ m

**Figura 2.2. Imágenes microscópicas.**
En este diagrama se muestra la variación en el tamaño de algunas formas comunes al observarse con el ojo humano y con la ayuda de un microscopio óptico o de uno electrónico. La escala que aquí se reproduce es exponencial, es decir, cada unidad es diez veces mayor que la unidad que la precede.

organismo pluricelular con billones de células. Sin duda, la teoría celular revolucionó nuestro conocimiento sobre los seres vivos.

## Todas las células son procariotas o eucariotas

Tal y como vimos en el Capítulo 1, todos los organismos son procariotas o eucariotas, según sean las células que los forman. Los procariotas fueron la primera forma de vida en la Tierra, pues data de hace 3.500 millones de años. Durante casi 1.400 millones de años no existió otro tipo de organismos hasta que los eucariotas evolucionaron a partir de los procariotas. Las células eucariotas son más complejas y suelen ser de mayor tamaño que las procariotas. Al contrario que en estas últimas, el ADN de una célula eucariota está contenido en un núcleo cerrado. Los términos *procariota* (del latín, «antes del núcleo») y *eucariota* (del latín, «núcleo verdadero») son un reflejo de este cambio evolutivo. Es más, una célula eucariota común contiene al menos 1.000 veces más ADN que una célula procariota común. El ADN de una célula procariota se agrupa en un cromosoma circular, mientras que el ADN de una célula eucariota lo hace en uno o más cromosomas lineales.

Una célula eucariota suele ser de mayor tamaño, pues su diámetro varía entre 5 y 300 µm. En cambio, el diámetro de una célula procariota común oscila entre 1 y 10 µm (Figura 2.3). Para alcanzar un milímetro de longitud se necesitarían 1.000 células procariotas de las más pequeñas colocadas una tras otra. La mayoría de los organismos procariotas son organismos unicelulares llamados *bacterias*. Evidentemente, en una bacteria o en un organismo eucariota unicelular, la célula en sí *es* el organismo. Los eucariotas, por su parte, son organismos fundamentalmente pluricelulares.

Una de las diferencias básicas entre una célula procariota y una eucariota radica en la manera de llevar a cabo las múltiples funciones que una célula debe desarrollar para sustentar la vida. Todas las células están rodeadas de una capa flexible y protectora que recibe el nombre de **membrana plasmática** o **membrana celular** (*membrana*, en latín, significa «piel»), también conocida como **plasmalema**, que proviene del término griego *lemma*, que quiere decir «cáscara». La membrana plasmática controla la entrada y salida de agua, gases y moléculas en la célula. En las células procariotas, esta membrana o sus extensiones son responsables de las funciones básicas. Por el contrario, en las células eucariotas, estos procesos los realizan los **orgánulos** («órganos pequeños»), unas estructuras celulares independientes que casi siempre poseen una o más membranas propias.

¿Cómo surgieron los orgánulos tras la evolución de las células eucariotas a partir de las procariotas? Durante la década de 1970, una científica norteamericana llamada Lynn Margulis recuperó la llamada **teoría endosimbiótica**. Esta teoría, que apareció por primera vez de la mano de un científico ruso a principios del siglo XX, afirma que los ancestros de algunos orgánulos evolucionaron como resultado de la ingestión de células procariotas entre sí. Parece que hace unos dos mil millones de años, algunas de estas ingestiones continuaban produciéndose, pues ayudaban a ambas células a sobrevivir (Figura 2.4). Por



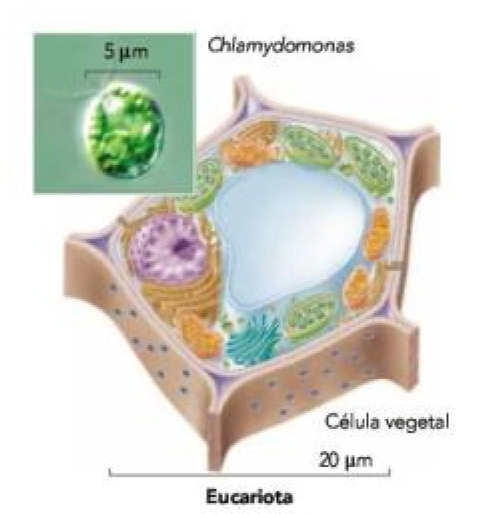




**Figura 2.3.** **Comparación entre una célula eucariota y una procariota.**
Aunque pueden tener el mismo tamaño, normalmente las células eucariotas son más grandes.

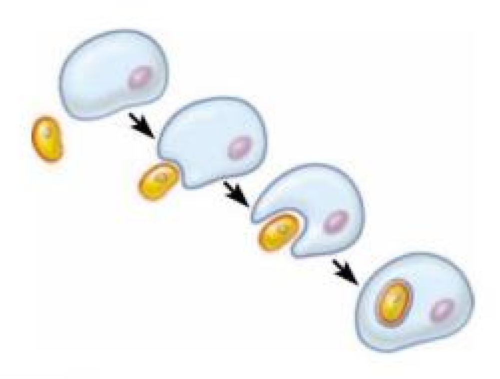


**Figura 2.4.** Endosimbiosis.
Probablemente, la doble membrana de orgánulos, como las mitocondrias y cloroplastos, se originara cuando, siendo células procariotas, invadieron otras células. Recientes investigaciones demuestran que el núcleo también se originó por endosimbiosis.

ejemplo, si una bacteria que producía energía de forma rápida y eficaz era ingerida por una célula que se reproducía rápida y eficazmente mediante división celular, la combinación resultaría muy beneficiosa para ambas. El término *endosimbiosis* significa literalmente «vida conjunta en el interior».

La teoría endosimbiótica explica por qué algunos de los orgánulos que más tarde analizaremos, como las mitocondrias y los cloroplastos, poseen dos membranas, un rasgo que siempre ha llamado la atención a los científicos. La membrana interna podría ser la membrana original de la bacteria que fue ingerida, y la membrana externa sería entonces la formada por la bacteria receptora durante la ingestión. Asimismo, esta teoría aclara por qué algunos orgánulos contienen cromosomas similares a las espirales de ADN de las bacterias, en contraste con el ADN lineal del núcleo.

## Las células producen ácidos nucleicos, proteínas, carbohidratos y lípidos

A pesar de las diferencias de tamaño y estructura entre las células eucariotas y procariotas, ambas guardan similitudes en su **metabolismo** básico, esto es, en las reacciones químicas. Estos dos tipos de células producen cuatro tipos principales de **macromoléculas** (moléculas de gran tamaño formadas a partir de moléculas más pequeñas), que los organismos necesitan para sobrevivir: ácidos nucleicos, proteínas, carbohidratos y lípidos. Sin embargo, sólo las células de los organismos autótrofos («que se alimentan por sí mismos»), como las plantas y otros organismos fotosintéticos, pueden sintetizar estas macromoléculas sin utilizar nutrientes procedentes de otros organismos. Las células de los heterótrofos, como los animales y hongos, deben tomar los ingredientes directa o indirectamente de las plantas. En el Capítulo 7 se analizarán las reacciones químicas de las células con mayor detalle. Ahora sólo introduciremos brevemente las estructuras y las funciones de los ácidos nucleicos, las proteínas, los carbohidratos y los lípidos.

Los **ácidos nucleicos** contienen la información genética de la célula. Como ya vimos en el Capítulo 1, el ADN (ácido desoxirribonucleico) almacena secuencias de información genética conocidas como *genes*. El otro tipo de ácido nucleico es el **ARN** (**ácido ribonucleico**) que se transcribe a partir del ADN para ser utilizado en las funciones de dirección en el interior de la célula. En el Capítulo 13 veremos cómo se almacena y se utiliza la información genética.

La información genética en forma de ARN regula la síntesis de **proteínas**, que están formadas por cadenas de aminoácidos. Existen 20 tipos de aminoácidos, que pueden utilizarse para fabricar infinitas proteínas. Por ejemplo, el cuerpo humano cuenta con decenas de miles de proteínas diferentes, y cada una contiene una secuencia de aminoácidos única. Algunas proteínas son bloques de construcción estructural, mientras que otras llamadas **enzimas** ayudan a regular las reacciones químicas. Las proteínas también almacenan aminoácidos, responden a estímulos químicos, transportan sustancias, proporcionan protección frente a enfermedades y desarrollan otras funciones diversas. Las proteínas de un organismo también definen sus características físicas. Teniendo en cuenta la importancia de las funciones de estas macromoléculas, no es de extrañar que el término griego del que procede la palabra *proteína* (*proteios*) signifique «en primer lugar».

Los **carbohidratos**, tales como el azúcar y el almidón, son macromoléculas compuestas por carbono, hidrógeno y oxígeno. Los carbohidratos proporcionan y almacenan energía, y sirven como bloques de construcción para moléculas de mayor tamaño, como la celulosa en una pared celular vegetal.

Los **lípidos** son macromoléculas, como las grasas, insolubles en agua. No en vano, la palabra *lípido* proviene del término latino *lipos*, que significa «grasa». En líneas generales, las grasas almacenan energía, pero en algunos casos, como es el de los fosfolípidos, sirven como bloques de construcción para las membranas.

### Repaso de la sección

1. **¿Cuáles son los principales tipos de microscopios y en qué se diferencian?**
2. **¿En qué se diferencia una célula eucariota de una procariota?**
3. **Describe las funciones básicas de los ácidos nucleicos, las proteínas, los carbohidratos y los lípidos.**

## Principales orgánulos de la célula vegetal

La mayoría de orgánulos que encontramos en una típica célula vegetal también se encuentran en las células de otros organismos eucariotas, a excepción de los cloroplastos y de una gran vacuola central, que no abundan en otros organismos fotosintéticos, hongos y animales.

El interior de una célula vegetal, es decir, toda la célula excepto la pared celular, recibe el nombre de **protoplasto**. Éste consiste en el núcleo y el **citoplasma**, el cual está formado por todas las partes de la membrana plasmática, salvo el núcleo (*cito* hace referencia a la célula, y *plasma* al «material formado»). Para hacerse una idea de los orgánulos de una célula y de sus funciones, podríamos comparar el interior de la célula con una fábrica en miniatura, donde el núcleo es el supervisor que dirige el trabajo que se lleva a cabo en el citoplasma. La Figura 2.5 ofrece una visión general de una célula vegetal.

### El núcleo proporciona «anteproyectos» de ADN para la fabricación de proteínas

En una célula vegetal, al igual que en otras células eucariotas, el ADN se organiza dentro del núcleo en estructuras muy complejas, con forma de hilo, denominadas **cromosomas**. Cada cromosoma contiene varios genes, y cada gen es el «anteproyecto» para la fabricación de una proteína determinada. Reciben el nombre de cromosomas (del griego *croma*, «color», y *soma*, «cuerpo») porque se pueden teñir para ser observados con mayor facilidad, a través de un microscopio óptico, cuando se acortan y se

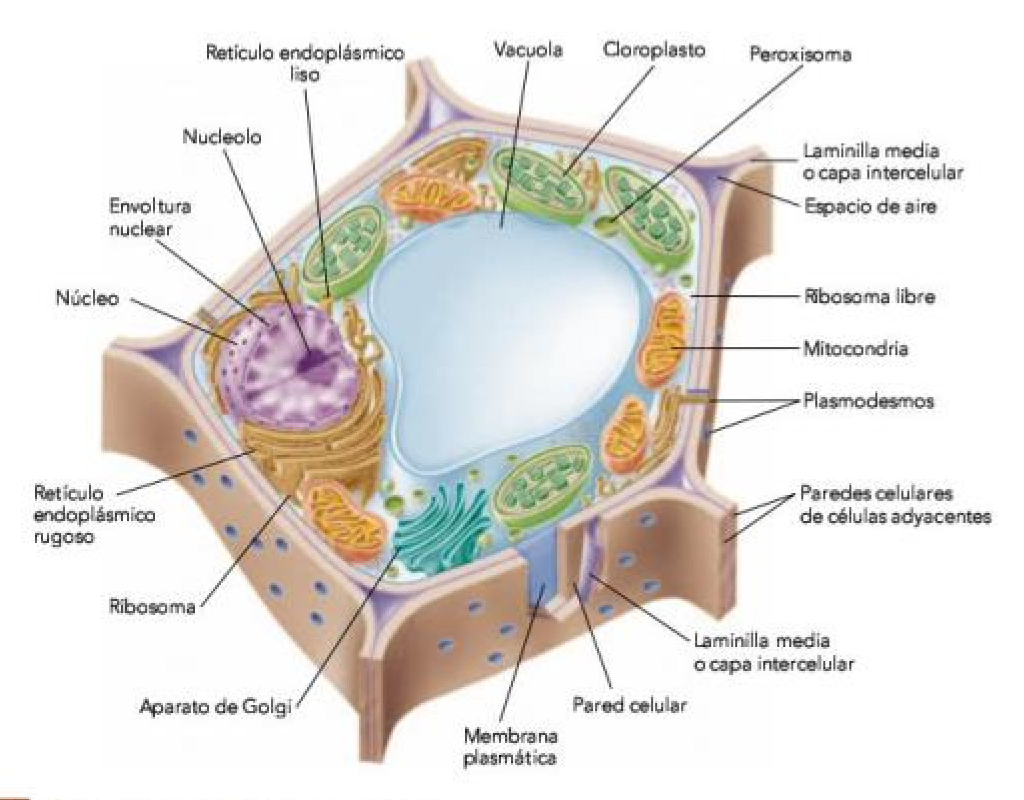



**Figura 2.5. Estructura de una célula vegetal típica.**
He aquí una vista general de una célula vegetal, donde pueden apreciarse sus rasgos eucariotas característicos.

ensanchan antes del proceso de división celular. Algunas proteínas relacionadas con el ADN cromosómico son las que determinan si en una célula concreta están activos o no ciertos genes.

En el núcleo también se encuentran los **nucleolos**, de forma circular y que están asociados a los cromosomas. Un núcleo contiene normalmente uno o dos nucleolos, que sintetizan las subunidades que luego se unen en el citoplasma para dar lugar a los ribosomas. Más tarde, describiremos la función de éstos.

El núcleo está rodeado de membranas, que en conjunto forman la llamada **envoltura nuclear** (Figura 2.6). Los poros de esta envoltura nuclear controlan la entrada y salida de sustancias del núcleo. Durante muchos años, los científicos han discutido sobre el origen del núcleo. Recientemente, algunos científicos que estudian la estructura del ADN han propuesto que el núcleo surgió por la endosimbiosis de dos tipos diferentes de células procariotas. Aunque todavía faltan detalles por determinar, parece ser que dos tipos de bacteria invadieron otra célula y el mate-

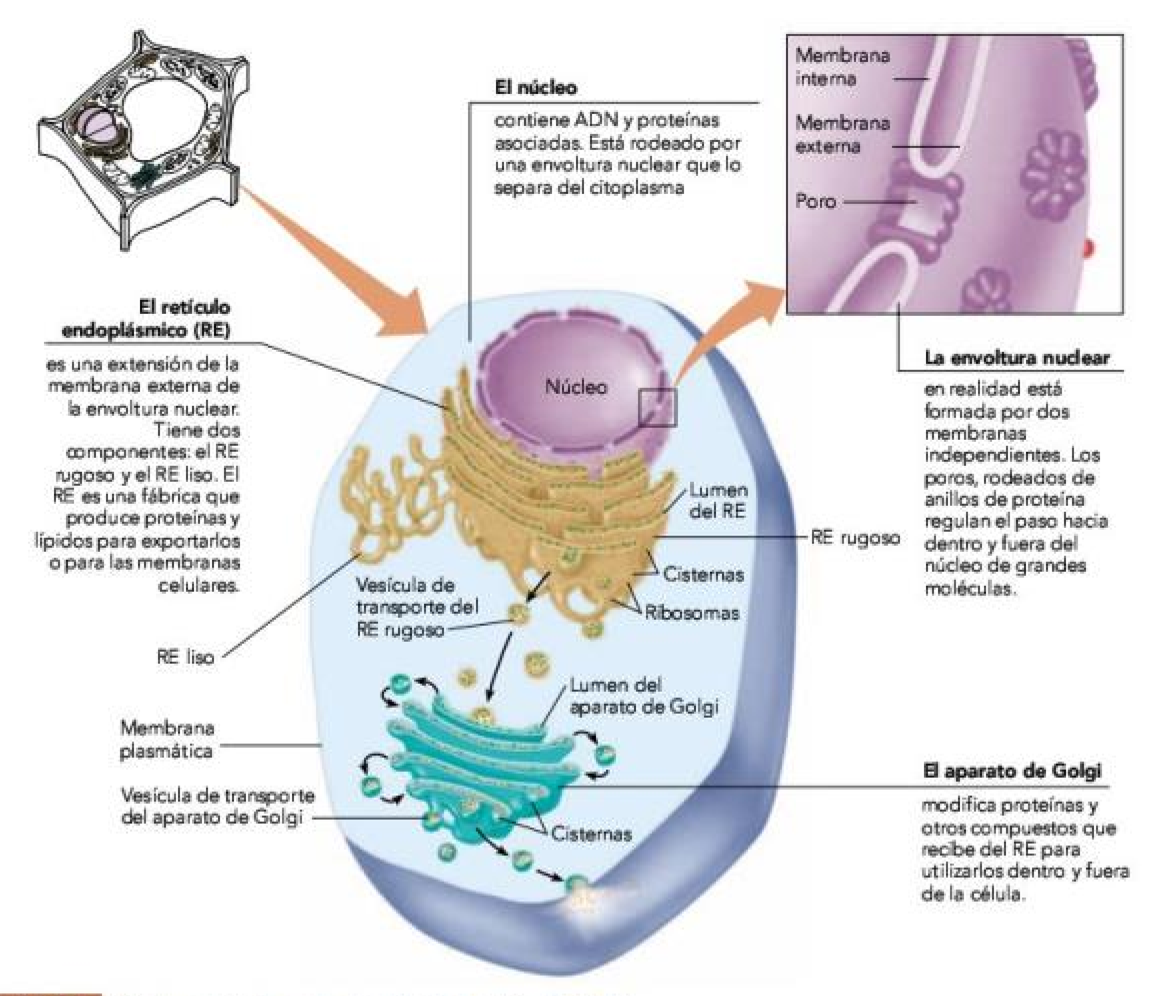



**Figura 2.6.** **Núcleo, retículo endoplásmico y aparato de Golgi.**

Tal y como se puede observar en esta vista de sección, el núcleo está conectado con el retículo endoplásmico (RE), y el RE liso es una continuación de RE rugoso. Los «anteproyectos» genéticos de la célula se encuentran en el ADN del núcleo. Los ribosomas del RE rugoso utilizan la información genética transcrita en el ARN mensajero para dirigir la síntesis de proteínas. Las vesículas de transporte transfieren entonces las proteínas, lípidos y otros productos (puntos verdes) desde el RE hasta el aparato de Golgi, donde se clasifican y se transportan. A diferencia de las cisternas del RE, las cisternas de Golgi no están conectadas. Las vesículas de transporte desplazan productos de una cisterna de Golgi a la siguiente y, finalmente, a la membrana plasmática si los productos van a exportarse al exterior de la célula. Los cambios en el color y tamaño de los puntos indican que el aparato de Golgi modifica los productos.

rial genético se combinó formando un núcleo. Al igual que en cualquier proceso endosimbiótico, la membrana nuclear interna es producto de la célula ingerida, mientras que la membrana nuclear externa se corresponde probablemente con la membrana plasmática de la célula receptora.

## Los ribosomas fabrican proteínas

Los **ribosomas** son orgánulos formados en el citoplasma, que dirigen la síntesis de proteínas según las instrucciones genéticas que reciben en forma de ARN mensajero (ácido ribonucleico, de ahí el nombre *ribosoma*). Algunos científicos prefieren no llamar orgánulos a los ribosomas, pues éstos son mucho más pequeños que aquéllos, carecen de membranas y también están presentes en las células procariotas. Sin embargo, los ribosomas de las células eucariotas son tremendamente diferentes a los de las procariotas, ya que son de mayor tamaño y contienen varios tipos de ARN. En el Capítulo 13 veremos cómo los ribosomas fabrican las proteínas.

## El retículo endoplasmático es el lugar donde se produce más síntesis de proteínas y lípidos

El citoplasma se encuentra totalmente surcado por una red de membranas conectadas entre sí que reciben el nombre de **retículo endoplasmático (RE)** (*véase* Figura 2.6). Aunque a primera vista el nombre resulta engorroso, *reticulum* en latín significa «pequeña red», y *endoplásmico* simplemente hace referencia al sitio que ocupa el orgánulo («dentro del plasma»). El RE, que se forma a partir de la envoltura nuclear externa y es una extensión de la misma, es el lugar donde se produce la síntesis de proteínas, lípidos y otras moléculas, que ya se exportan desde la célula, o bien se utilizan para fabricar las membranas celulares. Las células que producen sustancias para exportarlas después a otras células poseen mayor cantidad de RE que aquéllas que no las exportan.

El RE está dividido en dos partes: el retículo endoplásmico liso y el retículo endoplásmico rugoso. Estos nombres se deben a la apariencia que presentan bajo el microscopio. El **RE liso**, que normalmente tiene forma tubular, fabrica lípidos y modifica la estructura de algunos carbohidratos. La superficie del **RE rugoso** está salpicada por ribosomas sintetizadores de proteínas, que le otorgan esa apariencia rugosa. Dicha superficie suele estar formada por unos sacos planos, conectados entre sí, llamados **cisternas**. El espacio que queda entre las cisternas y los túbulos del RE recibe el nombre de *lumen*.

## El aparato de Golgi completa y transporta los productos celulares

Los lípidos, proteínas y otras sustancias que se producen en el RE se encuentran envueltos por unas estructuras rodeadas de membranas llamadas **vesículas de transporte**. Estas vesículas se separan del RE y se desplazan hacia el **aparato de Golgi**, también conocido como **complejo de Golgi** (llamado así por su descubridor, el científico italiano Camillo Golgi). El aparato de Golgi está formado por varios sacos independientes de cisternas, denominados *cuerpos de Golgi*, que tienen su origen en las membranas que se producen en el RE (*véase* Figura 2.6). El aparato de Golgi de una célula puede tener entre varios y cientos de estos cuerpos. Al contrario que las cisternas del RE, las cisternas del cuerpo de Golgi no están conectadas entre sí. La cara del cuerpo de Golgi más cercana al RE (*cis*) recibe de éste las vesículas de transporte. Las nuevas vesículas de transporte se forman en la cara del cuerpo de Golgi más alejada del RE (*trans*). Estas vesículas de transporte se desplazan hasta la membrana celular, fusionándose con ella y liberando su contenido hacia el exterior de la célula, hacia la estructura de la membrana celular o hacia otros lugares. En las células vegetales, los cuerpos de Golgi también reciben el nombre de **dictiosomas**, término que proviene del griego *diktyon* («arrojar»), y que refleja su función de transportar productos.

Podemos imaginarnos los cuerpos del aparato de Golgi recibiendo productos elaborados y almacenándolos, modificándolos, envolviéndolos y transportándolos al exterior de la célula o hacia otros lugares de las membranas. El tipo de productos que el aparato de Golgi recibe y libera depende del tipo de célula. Por ejemplo, en algunas células los productos pueden ser compuestos de la pared celular, mientras que en otras pueden ser proteínas.

## Los cloroplastos de las células vegetales verdes convierten la energía solar en energía química almacenada

Los orgánulos denominados **cloroplastos**, que contienen pigmentos verdes de clorofila, son el lugar donde se produce la fotosíntesis en una célula vegetal (Figura 2.7). La palabra en sí proviene del griego *chloros*, que significa «amarillo verdoso». No obstante, la fotosíntesis no se pro-

duce en todas las células vegetales. Los cloroplastos se localizan en las células de las partes verdes de un vegetal, como por ejemplo tallos verdes y sobre todo en las hojas. Los cloroplastos miden aproximadamente 5 μm de diámetro y pueden ser esféricos o alargados. Algunas células fotosintéticas tienen un solo cloroplasto, mientras que otras pueden tener decenas.

La teoría endosimbiótica podría explicar el origen de los cloroplastos, que tienen dos membranas externas y un pequeño cromosoma circular. Las bacterias que atrapaban la energía solar podrían haberse unido eficazmente por endosimbiosis a células carentes de fotosíntesis. Millones de años más tarde, como consecuencia de dicha circunstancia, aparecieron los cloroplastos. La estructura de los cloroplastos refleja su función de atrapar energía solar. Además de las dos membranas externas, los cloroplastos cuentan con una serie de sacos internos, rodeados de membranas denominadas **tilacoides**. El conjunto de tilacoides recibe el nombre de **grana**. La parte de la fotosíntesis relacionada con la conversión de energía solar en energía química tiene lugar dentro de las membranas de los tilacoides. El fluido que rodea a las tilacoides, llamado **estroma**, es el sitio de producción y almacenamiento de azúcares.

Los cloroplastos son un tipo de **plastidio**, término general que agrupa a todos los orgánulos vegetales que fabrican o almacenan nutrientes o pigmentos. Además de los cloroplastos, existen otros dos tipos principales de plastidios; los leucoplastos y los cromoplastos. Los **leucoplastos** (del griego *leukos*, que significa «blanco») son plastidios que carecen de pigmentos. En ellos se incluyen los amiloplastos, que almacenan el almidón. Los **cromoplastos** (del griego *croma*, que significa «color») contienen los pigmentos responsables del color amarillo, naranja o rojo de muchas hojas, flores y frutos. Dependiendo de la exposición a la luz y de las necesidades del vegetal, cada tipo de plastidio puede transformarse en otro diferente.

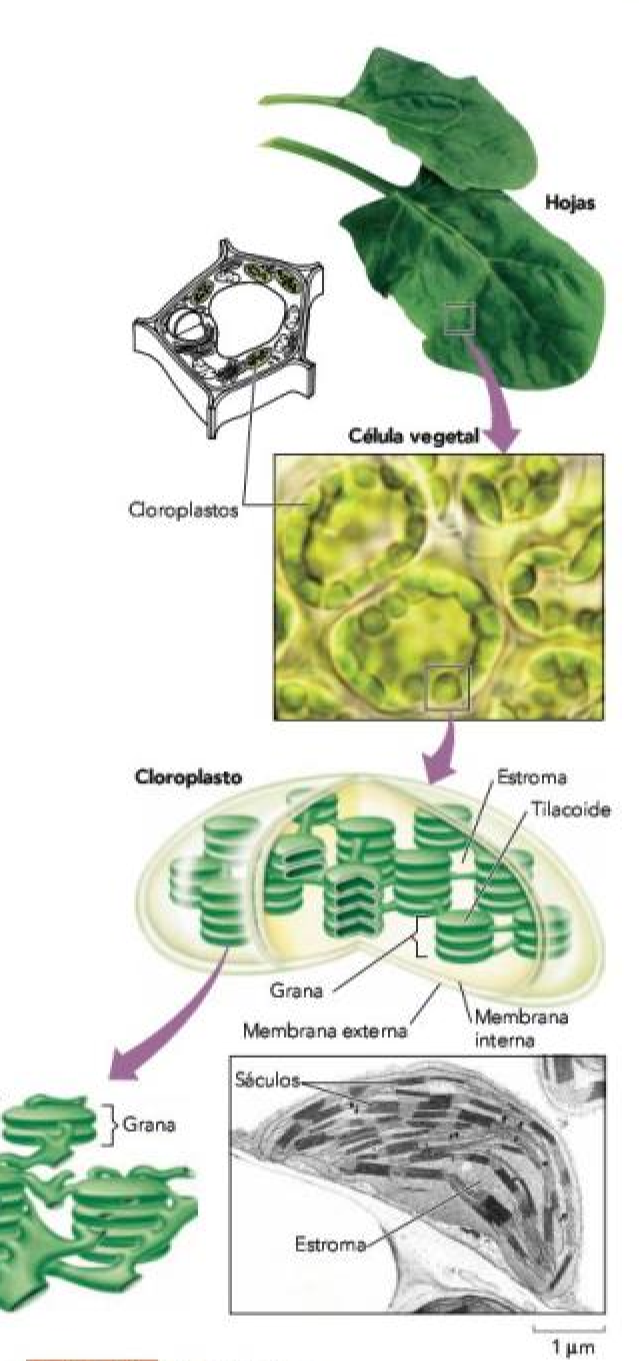



**Figura 2.7. Cloroplastos.**
Los cloroplastos son los orgánulos que llevan a cabo la fotosíntesis. En las células vegetales, los pigmentos clorofílicos fotosintéticos se localizan en unas membranas llamadas *tilacoides*, que se encuentran apiladas como si fueran monedas. Estos conjuntos de tilacoides, llamados *grana*, son la única parte de la célula vegetal que es verde. El fluido que rodea a las tilacoides, denominado *estroma*, es el lugar donde se producen y almacenan los azúcares.

## Las mitocondrias convierten la energía almacenada en energía para la célula

Una vez los cloroplastos han convertido la energía solar en energía química almacenada, la célula vegetal necesita convertir esta energía almacenada para realizar sus actividades. Ésa es precisamente la función de los «motores» de las fábricas celulares, a saber, las **mitocondrias** (Figura 2.8). Una célula vegetal puede tener una o miles

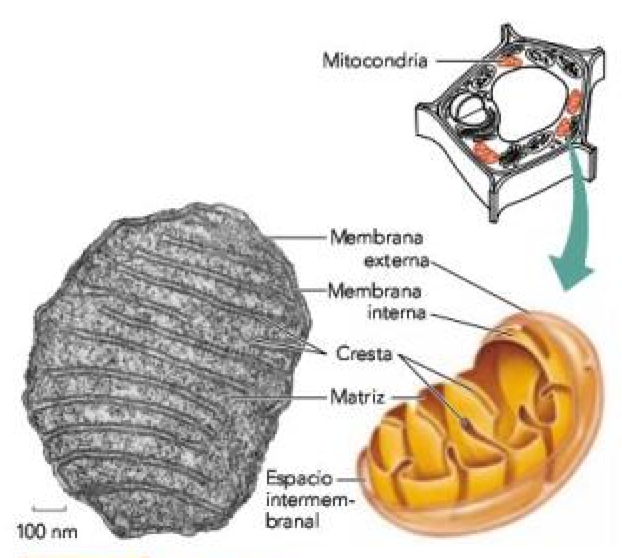



**Figura 2.8.** **Mitocondrias.**
Las mitocondrias son orgánulos donde la energía en forma de azúcares se utiliza para fabricar ATP. Los organismos eucariotas producen moléculas de almacenamiento para toda la energía metabólica de las mitocondrias. Las mitocondrias tienen dos membranas una las cuales, la interna se pliega formando crestas que contienen enzimas respiratorias.

de mitocondrias, pero normalmente suelen tener alrededor de cien. La mitocondria rompe los azúcares para almacenar su energía química en forma de **ATP (adenosín trifosfato)**, una molécula orgánica que representa la mayor fuente de energía para las células. En el Capítulo 9 analizaremos el ATP con más detalle.

Casi todos los organismos eucariotas, a excepción de algunos protistas, poseen mitocondrias. Una mitocondria presenta dos membranas y un pequeño cromosoma circular, que demuestra su origen endosimbiótico. La mitocondria común es más pequeña que un cloroplasto, con unas medidas que varían entre 1 y 5 μm de longitud, y 0,5 y 1 μm de diámetro. Las mitocondrias poseen sus propios ribosomas, que producen proteínas que se utilizarán en la propia mitocondria y en otras partes de la célula. El envoltorio de una parte de la membrana interna de la mitocondria, llamado **cresta**, aumenta la superficie de dicha membrana interna, procurando espacio para las proteínas fundamentales que la ocupan. La cresta y la parte líquida que ésta engloba, llamada **matriz**, contienen el engranaje metabólico que procesa la energía de los azúcares y la convierte en ATP.

## Los microcuerpos participan en las reacciones químicas

Los **microcuerpos** son pequeños orgánulos esféricos de aproximadamente 1 μm de diámetro que contienen enzimas. En un principio se les dio ese nombre porque no se sabía con certeza cuál era su función. Más adelante, los científicos descubrieron que determinados microcuerpos generaban peróxido de hidrógeno añadiendo hidrógeno al agua y luego lo descomponían. Como el peróxido de hidrógeno es potencialmente tóxico para otras partes de la célula, el hecho de limitar estas reacciones químicas dentro de determinados orgánulos ayuda a proteger el resto de ésta. Por esta razón, dichos microcuerpos recibieron el nombre de **peroxisomas** («cuerpos de peróxido»), término que muchos científicos utilizan para referirse a todos los microcuerpos.

Otro tipo de microcuerpo, llamado **glioxisoma**, contiene enzimas que ayudan a convertir las grasas almacenadas en azúcares. Estas reacciones, que no se producen en los animales, son de especial importancia en las semillas, que almacenan las grasas como reserva de nutrientes, pero que durante la germinación necesitarán azúcares.

Los microcuerpos sólo tienen una membrana, cuyo origen no es endosimbiótico. En cambio, éste podría estar en las membranas del retículo endoplásmico. Los microcuerpos se reproducen, pero no contienen cromosomas ni fabrican sus propias proteínas.

## Las vacuolas desempeñan diversas funciones en el metabolismo celular y en la determinación de la forma de la célula

En muchas células vegetales maduras, casi el 90% del volumen lo ocupa una gran **vacuola** central. El término *vacuola* procede del latín *vacuus*, que significa «vacío», puesto que las vacuolas parecen vacías vistas con el microscopio (Figura 2.9). En realidad, la vacuola central está llena de agua y de productos de desecho, y desempeña varias funciones importantes, algunas en relación con el metabolismo celular. Por ejemplo, extrae las sales del citoplasma y controla los niveles de agua en la célula. También sirve como centro de desintoxicación contra las sustancias nocivas ayudando en la descomposición de grandes moléculas y en la regulación de las concentraciones de sales. Además, la vacuola puede almacenar iones tóxicos e iones que sólo son

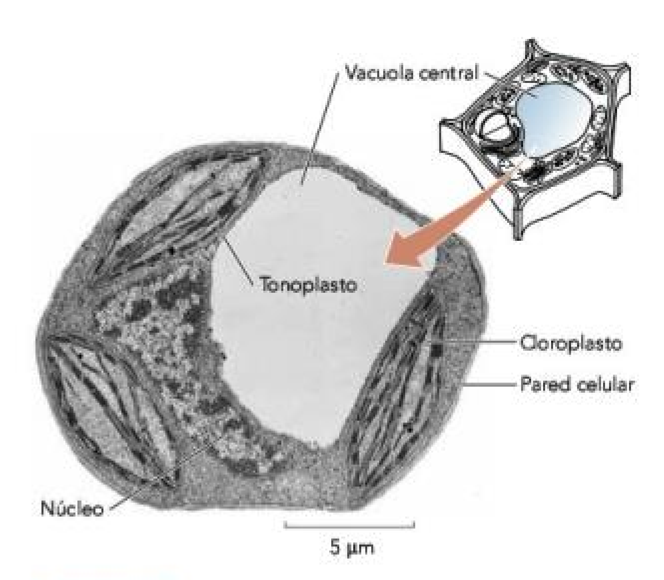



**Figura 2.9.** Vacuolas.

Las vacuolas especialmente grandes, que ocupan hasta el 90% del volumen de la célula vegetal, se encuentran en células vegetales maduras. Las vacuolas sirven como depósitos de moléculas y partes vegetales no deseadas, que controlan los niveles de agua y sales en la célula y, en ocasiones, contienen pigmentos que contribuyen a la coloración roja y azul de los frutos y las flores. La membrana que rodea a la vacuola de una célula vegetal se llama *tonoplasto*.

necesarios en momentos determinados para ciertas reacciones químicas. Igualmente, ayuda a mantener la forma de la célula presionando el resto del citoplasma contra la pared celular.

Las células animales contienen pequeñas vacuolas, pero la gran vacuola central es una característica exclusiva de las células vegetales adultas. Comienza siendo un conjunto de pequeñas vacuolas producidas por el RE con proteínas aportadas del aparato de Golgi. Estas pequeñas vacuolas se van fusionando poco a poco hasta dar lugar a una gran vacuola rodeada por una membrana denominada **tonoplasto**.

## Repaso de la sección

1. **¿Qué papel desempeña el núcleo?**
2. **¿Qué orgánulos están implicados en la síntesis de proteínas y de qué manera?**
3. **¿Cuál es la función principal del aparato de Golgi?**
4. **¿Por qué los cloroplastos y las mitocondrias son esenciales para el aporte de energía a la célula vegetal?**
5. **¿Qué funciones desempeña la gran vacuola central?**

# El citoesqueleto: control de la forma y movimiento de las células

Tal y como hemos visto en nuestro análisis sobre los orgánulos de las células vegetales, las células son entidades dinámicas. Gran parte del contenido celular está en continuo movimiento, como, por ejemplo, cuando se transportan proteínas y otras moléculas desde el RE rugoso hasta el aparato de Golgi. Una de las principales estructuras celulares, el **citoesqueleto** («esqueleto celular»), ayuda a mantener las actividades dinámicas, así como la forma de la célula. Durante siglos, los científicos no lograron identificar los componentes del citoesqueleto porque los métodos de observación de las células los solían destruir, y los microscopios no eran lo suficientemente potentes. Con la llegada del microscopio electrónico y el desarrollo de nuevos métodos de preparación, los científicos pudieron al fin comprender la estructura del citoesqueleto.

Los tres tipos de proteínas en forma de hilo que componen el citoesqueleto son los siguientes: microtúbulos, microfilamentos y filamentos intermedios. Estas proteínas se extienden a lo largo del **citosol**, la parte fluida del citoplasma, y funcionan como unidades estructurales que mantienen la forma de la célula y de sus componentes. Para hacernos una idea, podríamos decir que son como vías ferroviarias que guían el movimiento de diversos componentes celulares hasta su destino, controlando a la vez la forma de la célula. Asimismo, ayudan a que muchos orgánulos se mantengan fijos en lugar de flotar libremente por el citoplasma celular.

## Los microtúbulos desempeñan un importante papel en los movimientos celulares

Los **microtúbulos** son tubos largos y huecos presentes en el citoesqueleto, que transportan componentes celulares tales como moléculas, orgánulos y cromosomas de un lugar a otro, como si de un servicio postal celular se tratase. También mueven las células y ocasionalmente organismos pluricelulares a través del agua.

Los microtúbulos son unos hilos de unos 25 nm de diámetro, cuya longitud varía desde 200 hasta 150.000 nm, dependiendo de su función. Cada hilo está compuesto por proteínas esféricas o **tubulinas**, llamadas alfa-tubulina y beta-tubulina, que se agrupan en 13 filas en

forma de hélice alrededor del centro, que está hueco. Tal y como se muestra en la Figura 2.10, la estructura de un microtúbulo es mucho menos complicada de lo que parece. Los microtúbulos individuales sirven normalmente como guías que dirigen el movimiento en el interior de la célula.

En algunas células, los microtúbulos no sólo forman parte del citoesqueleto, sino que también se pueden combinar como parte de unos apéndices propulsores externos llamados **cilios** y **flagelos**. Estos dos apéndices se componen de nueve pares de microtúbulos dispuestos en forma de círculo, con dos microtúbulos en el centro. La estructura fibrilar conocida como axonema 9 + 2 se repite en todos los organismos eucariotas. Los cilios y flagelos también siguen el mismo modelo estructural básico, salvo que los cilios son cortos y los flagelos son largos (*véase* Figura 2.10). Los cilios se mueven hacia detrás y hacia delante como si fueran remos, mientras que los flagelos hacen movimientos ondulantes como si fueran serpientes. Aunque tanto cilios como flagelos son más

Detalle
Microtúbulos
Filamentos intermedios
Microfilamentos
25 nm
8–12 nm
7 nm
Proteína beta-tubulina
Proteína alfa-tubulina
Subunidad fibrosa
Molécula de actina
Complejo sintetizador
Microfibrillas de celulosa
Las paredes celulares son depositadas por un complejo sintetizador que se desplaza a lo largo de una guía microtubular.
Vacuola
Aparato de Golgi
RE
En la corriente citoplasmática o ciclosis, los microfilamentos dirigen el movimiento circular del citoplasma alrededor de la vacuola.
Los microfilamentos controlan la forma de la célula y el movimiento en células carentes de pared celular.
Los filamentos intermedios forman un tejido llamado láminas nucleares, que mantiene la forma del núcleo.
Núcleo
Los microtúbulos controlan el movimiento de los cromosomas durante la división celular.
Los microtúbulos controlan el movimiento de las vesículas desde el RE hasta el aparato de Golgi, y de éste hasta la membrana celular.
Los microtúbulos controlan el movimiento del ARN y de los ribosomas en el exterior del núcleo.
Los microtúbulos conforman la estructura de cilios y flagelos.

**Figura 2.10.** **Citoesqueleto.**
En este diagrama se muestran diversos aspectos del citoesqueleto en una célula vegetal común. El citoesqueleto, compuesto por microtúbulos, microfilamentos y filamentos intermedios, regula la forma de las células carentes de pared celular, y el movimiento del contenido celular en todas las células. Los microfilamentos están formados por actina; los microtúbulos, por tubulina; y los filamentos intermedios por varias proteínas fibrosas.

típicos de las células protistas y animales que de las vegetales, también aparecen en algunas células vegetales reproductoras móviles, como en el espermatozoide de musgos y de helechos.

Además de dirigir el movimiento de los orgánulos y de otras estructuras celulares, los microtúbulos también ayudan a mantener la forma de la célula. Por ejemplo, en una célula vegetal común, las enzimas que producen celulosa en la pared celular se mueven a lo largo de una vía de microtúbulos como si de un tren monorraíl se tratase (Figura 2.11). Todo movimiento controlado por los microtúbulos implica la presencia de «proteínas motoras», las cuales analizaremos en este mismo capítulo más adelante.

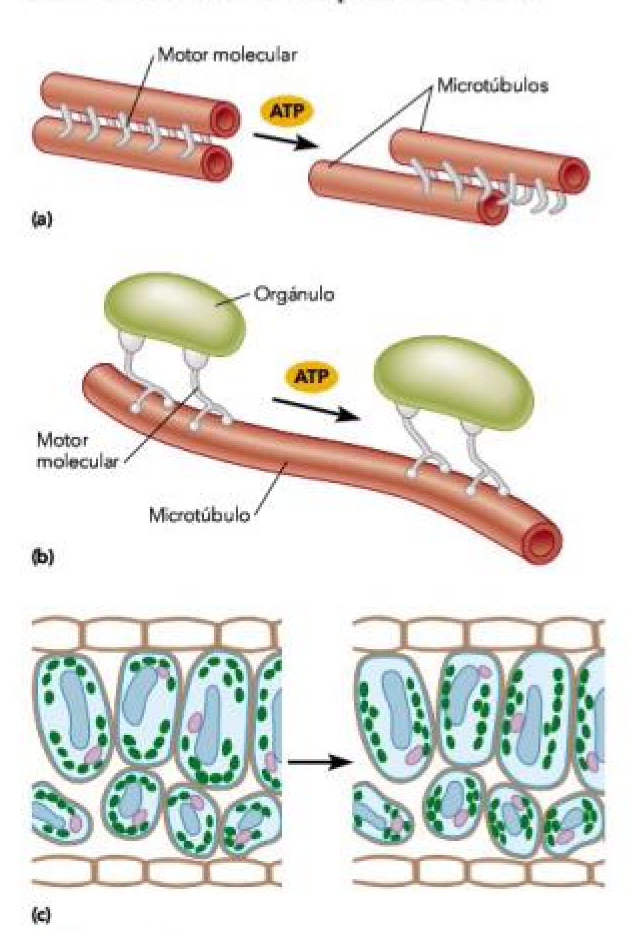



**Figura 2.11.** Proteínas motoras («motores moleculares»). (a) Los motores moleculares se mueven de un microtúbulo a otro para dar origen al movimiento de los cilios o flagelos. (b) Los motores moleculares se mueven a lo largo de un microtúbulo transportando un orgánulo. (c) En presencia de una luz intensa, los motores moleculares desplazan los cloroplastos hacia la cara de la célula donde la luz es menos intensa.

## Los microfilamentos ayudan a las células vivas a cambiar de forma

Los **microfilamentos** son otro grupo de filamentos largos del citoesqueleto que mueven la célula o su contenido y ayudan a determinar la forma de la misma. Los microfilamentos están compuestos por una proteína globular llamada **actina**, que se agrupa en dos cadenas helicoidales enrolladas sobre un mismo eje (*véase* Figura 2.10). Los microfilamentos son mucho más delgados que los microtúbulos, pues su diámetro es de unos 7 nm. Muchos estudiantes de Biología conocen los microfilamentos porque son parte de la estructura de los músculos de los vertebrados. La actina provoca movimientos o cambios en la forma de la célula al asociarse con otras moléculas cercanas mediante un proceso que será descrito más adelante. En las células vegetales, las pautas de elongación y de formación de la pared celular determinan la forma de las mismas. En los vegetales, los microfilamentos también ayudan a desplazar el contenido celular alrededor de la vacuola central en un movimiento circular conocido como **corriente citoplasmática** o **ciclosis.**

## Las proteínas motoras o «motores moleculares» generan el movimiento

Los microtúbulos y microfilamentos generan movimiento al asociarse con diversos tipos de **proteínas motoras** también conocidas como **«motores moleculares»** (*véase* Figura 2.11). Dichas proteínas precisan energía en forma de ATP para cambiar de una posición a otra y volver a la original, en un movimiento que recuerda al de las piernas al caminar. En general, los microtúbulos y los microfilamentos facilitan vías para guiar a los motores moleculares hasta sus destinos señalados. Los motores moleculares se adhieren a estas estructuras para ser transportados, al igual que hace una vesícula de transporte, que utiliza una vía microtubular desde el RE hasta el aparato de Golgi. Un motor molecular también puede adherirse a dos microtúbulos y moverse de uno a otro.

Numerosos movimientos celulares implican la presencia de proteínas motoras. Estos movimientos incluyen (1) las vesículas que se mueven desde el RE hasta el aparato de Golgi a lo largo de vías microtubulares; (2) los cloroplastos que se mueven desde el fondo de la célula hasta un lateral de la misma a lo largo de microtúbulos; (3) la ciclosis, en la cual la miosina se mueve a lo largo de los microfilamentos que originan la corriente citoplasmática, y (4) la síntesis de la pared celular, en la que un complejo enzimático que fa-

brica microfibrillas de celulosa se mueve a lo largo de un microtúbulo. Todos los motores moleculares necesitan energía en forma de ATP para moverse. Las «piernas» de estas proteínas se mueven, se liberan, se adhieren de nuevo y vuelven a moverse utilizando la energía en forma de ATP.

### Los filamentos intermedios ayudan a determinar la estructura permanente de la célula

Los **filamentos intermedios**, el tercer componente del citoesqueleto, deben su nombre a que son más anchos que los microfilamentos, pero más estrechos que los microtúbulos, con cerca de 10 nm de diámetro (*véase* Figura 2.10). Diversos tipos de proteínas lineales se combinan para la formación de estos filamentos. En los animales, los filamentos intermedios producen pelo, uñas, plumas y escamas, y también se localizan en los músculos y las neuronas. Sin embargo, no se conoce demasiado su labor en las células vegetales, donde parece que están implicadas en el mantenimiento de un tipo de estructura celular interna, más rígida y permanente. Por ejemplo, suelen ayudar a mantener el núcleo en una posición permanente y a controlar la forma del mismo.

### Repaso de la sección

1. **¿Cuál es el fin principal del citoesqueleto?**
2. **¿Cuáles son las funciones respectivas de los microtúbulos y microfilamentos?**
3. **¿Qué son los filamentos intermedios?**

## Membranas y paredes celulares

Ya hemos visto las funciones que desempeñan los orgánulos en la célula y cómo se conectan dentro del citoesqueleto. En este apartado exploraremos el papel de la membrana plasmática y de las membranas que rodean los orgánulos. Después, analizaremos la estructura y funciones de la pared celular de la célula vegetal, que separa unas células de otras y las aísla del exterior.

### Las membranas son barreras protectoras presentes alrededor de la célula y en su interior

Las membranas son barreras que controlan todo lo que entra o sale de la célula. Los biólogos han desarrollado un modelo de estructura de membrana llamado **modelo de mosaico fluido** (Figura 2.12). Dicho modelo consiste en una doble capa, o bicapa, de moléculas llamadas *fosfolípidos*, que constituyen la estructura básica de la membrana plasmática y de las membranas que rodean los orgánulos. La estructura de la membrana es fluida, ya que las moléculas de fosfolípidos se mueven y se pliegan con facilidad. Todo fosfolípido presenta una parte soluble en agua y otra no soluble. La parte soluble en agua, llamada «cabeza», y que contiene una molécula de fosfato, posibilita el paso de algunas sustancias a través de la membrana plasmática. La parte no soluble consiste en dos «colas» de ácidos grasos. Las ilustraciones de macromoléculas de fosfolípidos suelen representarlos como un abalorio (cabeza

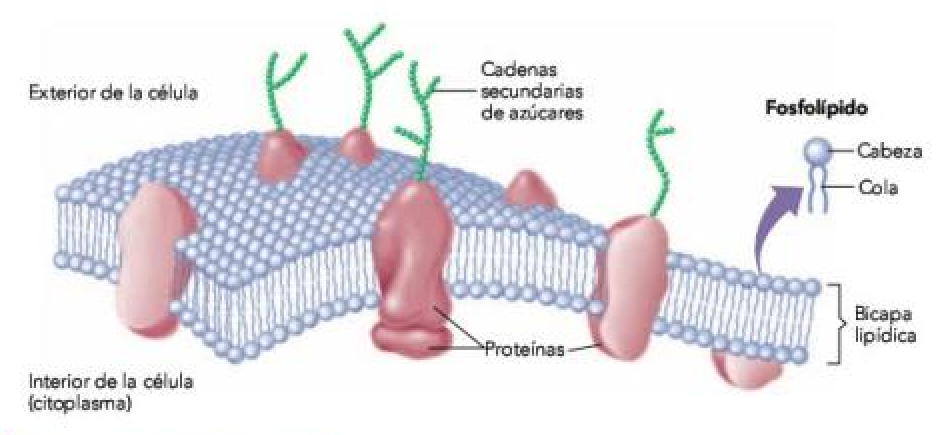



**Figura 2.12. Estructura de una membrana.**

Las membranas celulares se componen principalmente de fosfolípidos, con sus colas de ácidos grasos no solubles en agua orientadas hacia el interior y con sus cabezas de fosfato solubles en agua hacia las dos superficies de la membrana. Las proteínas se encuentran acopladas en diversos lugares: adheridas a la superficie de la membrana, penetrando completamente en la misma y rodeando sus poros.

de fosfato) con dos largas colas que salen del mismo. En la membrana plasmática, las cabezas de fosfato solubles en agua constituyen las superficies externas e internas de la membrana, mientras que las colas no solubles en agua penden del centro de la misma.

Hay una gran variedad de proteínas que se adhieren a la superficie de la membrana plasmática o que aparecen acopladas en mayor o menor grado en la misma, formando un modelo de mosaico. Algunas proteínas no se extienden por la membrana, y suelen unir las moléculas que llegan a la misma. Otras proteínas o grupos de proteínas se extienden completamente a través de la membrana plasmática, desempeñando funciones tales como:

- facilitar canales a lo largo de la membrana para la entrada y salida de la célula de diversas moléculas;
- controlar el transporte de agua y otras sustancias a través de la membrana;
- servir como sitios receptores para las moléculas transportadas o, incluso, para otras células;
- identificar otras células e incluso organismos nocivos;
- servir como lugar de adhesión para las moléculas que controlan las funciones y estructura de la célula.

Las proteínas y la doble capa de fosfolípidos permiten que la membrana plasmática sea **selectivamente permeable** o parcialmente permeable. Esto es, dichas estructuras transportan algunas moléculas a través de la membrana plasmática, pero no todas. En el Capítulo 10 veremos cuáles son los mecanismos mediante los que se transportan moléculas a través de las membranas.

## La pared celular protege la célula vegetal y define su forma

Al contrario que las células animales, las células vegetales presentan una pared celular que rodea la membrana plasmática, evitando que entre demasiada agua dentro de la célula. El agua entra en la célula a través de la membrana plasmática mediante un proceso llamado *ósmosis* (*véase* Capítulo 10). Cuando una célula vegetal tiene suficiente agua, su pared celular la rodea como si fuera una chaqueta. Esta chaqueta tiene uno o dos componentes. Las células vegetales producen una **pared celular primaria,** más ancha que la membrana plasmática y que se sitúa en el exterior de la misma (Figura 2.13). La mayoría de las células

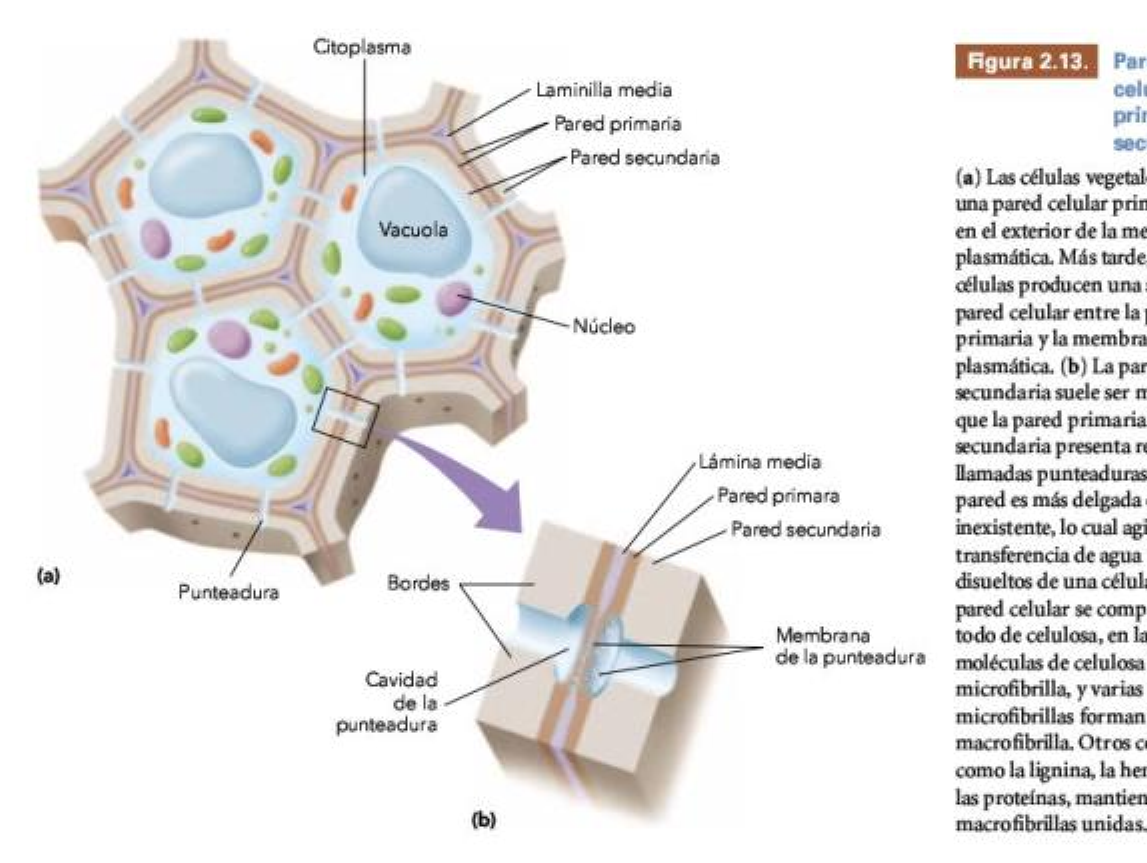



**Figura 2.13. Paredes celulares primaria y secundaria.**

(**a**) Las células vegetales producen una pared celular primaria justo en el exterior de la membrana plasmática. Más tarde, muchas células producen una segunda pared celular entre la pared celular primaria y la membrana plasmática. (**b**) La pared celular secundaria suele ser más ancha que la pared primaria. La pared secundaria presenta regiones llamadas punteaduras donde la pared es más delgada o inexistente, lo cual agiliza la transferencia de agua y minerales disueltos de una célula a otra. La pared celular se compone sobre todo de celulosa, en la que varias moléculas de celulosa forman una microfibrilla, y varias microfibrillas forman a su vez una macrofibrilla. Otros componentes, como la lignina, la hemicelulosa y las proteínas, mantienen las macrofibrillas unidas.

vegetales adultas, especialmente en las plantas leñosas, producen una **pared celular secundaria**, más ancha, entre la pared primaria y la membrana plasmática. En algunas partes, la pared celular secundaria se hace más delgada o desaparece, dejando regiones conocidas como punteaduras, que permiten una rápida transferencia de agua y minerales entre célula y célula. La pared celular secundaria provee la mayor parte del sostén estructural en las plantas leñosas, constituyendo más del 90% del peso de los árboles de gran tamaño.

Las paredes de las células vegetales están compuestas fundamentalmente por celulosa, un carbohidrato consistente en azúcares de glucosa unidos entre sí. La mayoría de las moléculas de celulosa se disponen unas al lado de otras formando **microfibrillas** cilíndricas (10 a 25 nm de diámetro). Las moléculas de celulosa de las microfibrillas están conectadas por algunas partes formando subunidades cristalinas llamadas **micelas**. Estas uniones se producen mediante dos tipos de proteínas: las **pectinas,** de aspecto gelatinoso, y las **hemicelulosas,** que son carbohidratos de apariencia viscosa. Las microfibrillas se enrollan entonces entre sí, formando estructuras más grandes llamadas *macrofibrillas*, que pueden llegar a medir 0.5 μm de diámetro y 4 μm de longitud. Podríamos decir que las microfibrillas son como pequeños hilos que se entrelazan para formar hilos más grandes, que son las macrofibrillas. Otros hilos de pectinas y hemicelulosas se entrelazan entre las macrofibrillas para unirlas formando el tejido de la pared celular, que algunas proteínas se encargan de estabilizar en determinados lugares. En el Capítulo 7 analizaremos con más detalle la estructura de la celulosa.

En las plantas vasculares, unas moléculas rígidas llamadas **ligninas** se encargan de fortalecer las paredes celulares, reemplazando el agua y cubriendo o incrustando la celulosa como si fuese una sustancia parecida al alquitrán. Las plantas no vasculares, como el musgo, carecen de ligninas.

Por lo general, las paredes celulares de las algas y hongos se estructuran de manera diferente a las de las plantas. Las paredes celulares de la mayoría de las algas contienen celulosa, pero también presentan diferentes tipos de compuestos que no se encuentran en las paredes celulares de una célula vegetal. Asimismo, algunas algas poseen paredes celulares que parecen hechas de cristal, con sílice como componente fundamental. Las paredes celulares de los hongos están hechas de **quitina**, un carbohidrato de estructura parecida a la celulosa.

Entre las paredes celulares primarias de células adyacentes se encuentra una fina capa llamada **lámina media o capa intercelular** (del latín *lamina*, que significa «placa delgada»). La lámina media está compuesta principalmente por pectinas, que mantienen las células unidas. Las pectinas también se utilizan en la cocina para ligar gelatinas y mermeladas o confituras.

## Los plasmodesmos son canales que conectan las células vegetales

Las paredes celulares de las células vegetales actúan como barreras entre las mismas, pero en un organismo intercelular es necesario que existan conexiones entre los citoplasmas celulares. Por esta razón, existen numerosos canales llamados **plasmodesmos** (del griego *desma*, que significa «vínculo»), que mantienen un contacto directo entre las células (Figura 2.14). A través de ellos circulan pequeños filamentos de contenido celular. Cada plasmo-

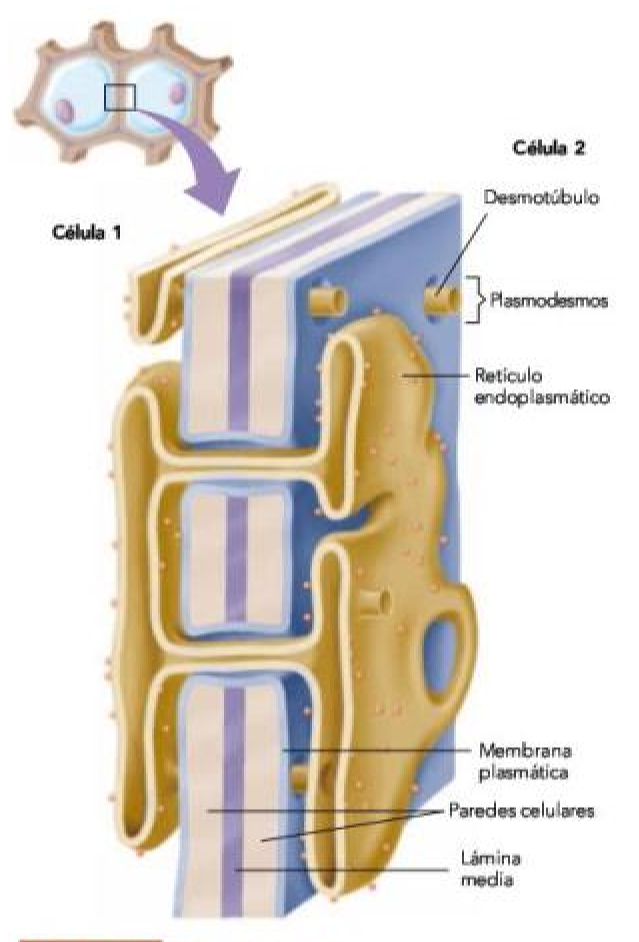



**Figura 2.14. Plasmodesmos.**
En este diagrama se puede apreciar la continuidad del retículo endoplásmico entre las dos células gracias a los desmotúbulos.

desmo está rodeado de una membrana plasmática y suele presentar una conexión intercelular denominada **desmotúbulo**. Los plasmodesmos permiten el paso de moléculas pequeñas e incluso macromoléculas entre las células.

### Repaso de la sección

1. **Explica por qué es la membrana plasmática selectivamente permeable.**
2. **¿Por qué es importante para las células vegetales tener una pared celular?**
3. **Describe la estructura básica de una pared celular vegetal.**
4. **¿De qué manera están las células vegetales interconectadas?**

# El ciclo celular y la división celular

Hasta ahora hemos analizado la estructura de una célula vegetal común al comienzo de su vida. Como todos los organismos, las células tienen un ciclo vital que abarca juventud, madurez y vejez. Al final de su ciclo vital, las células se dividen o se mueren. Para las células vegetales, la muerte no significa necesariamente que dejen de ser útiles; todo lo contrario, pues las paredes celulares compuesta por células muertas se convierten en partes permanentes del cuerpo vegetal. Por ejemplo, en los árboles de gran tamaño, más del 99% de las células del tronco están muertas. Dichas células son de gran utilidad, puesto que transportan agua y proporcionan el sostén estructural necesario para elevar la cubierta vegetal hasta la luz solar.

A pesar de que las células muertas pueden desempeñar labores muy importantes, el crecimiento de un organismo pluricelular depende de la división celular. Como ya sabemos, todos los organismos pluricelulares, independientemente de su tamaño, comienzan siendo una única célula. Un número relativamente pequeño de divisiones celulares consecutivas pueden transformar una única célula en un organismo con varios miles de millones de células. Por ejemplo, si una célula y sus descendientes continúan dividiéndose 50 veces consecutivas, habrían dado lugar a más de un billón de células ($10^{15}$). Como podemos apreciar en el cuadro *El fascinante mundo de las plantas* de la página 48, la división celular tiene importantes consecuencias en la Biotecnología Vegetal. En esta sección veremos qué relación hay entre la división celular y el crecimiento y reproducción en un organismo eucariota.

## El ciclo celular describe las fases de la vida de una célula

El **ciclo celular** es la secuencia de acontecimientos que abarca desde el momento en que una célula se origina como resultado de una división celular hasta que esa misma célula comienza a dividirse. En los organismos eucariotas, el ciclo celular consiste en períodos de crecimiento y desarrollo que conducen a las células a convertirse en determinados tipos de células, la duplicación del ADN, la preparación para la división y, finalmente, la división celular propiamente dicha. Las células que se originan de esta nueva división comenzarán entonces un nuevo ciclo celular.

Aproximadamente, un 90% de la vida celular se corresponde con un periodo llamado *interfase*, en el cual la célula no ha comenzado todavía la división celular. El nombre en sí indica que éste es el periodo de transición hacia el proceso de división celular. La primera parte de la interfase recibe el nombre de **fase $G_1$** (la G procede del término inglés *gap*, que significa «espacio») y se corresponde con el periodo de crecimiento, desarrollo y funciones de la célula en concreto. Para que la célula se divida y mantenga un número completo de cromosomas, es preciso que el ADN de los cromosomas se duplique o se copie. En las células eucariotas adultas, el ADN de cada cromosoma se replica durante la llamada **fase S**, donde la S hace referencia a la *síntesis* de ADN. De corta duración, durante la misma se generan dos hebras hermanas de ADN denominadas **cromátidas**. En el Capítulo 13 se describe con más detalle el proceso de duplicación del ADN. A la fase S le sigue la **fase $G_2$**, durante la cual la célula continúa con su actividad habitual mientras comienza a prepararse para la división celular.

La división celular en sí recibe el nombre de **fase mitótica** o **fase M**, que hace referencia a la división del núcleo o *mitosis*. La **mitosis** es la división del núcleo en dos núcleos hijos genéticamente idénticos. Este proceso se explica en los apartados siguientes. La división de una célula en dos células nuevas o **células hijas** implica dos procesos. Uno de ellos se corresponde con la división del núcleo, mientras que el otro equivale a la separación del citoplasma y del núcleo en dos células hijas. Este último proceso recibe el nombre de **citocinesis**, que se podría traducir como «movimiento celular». En la Figura 2.15 se muestra cómo es el ciclo celular.

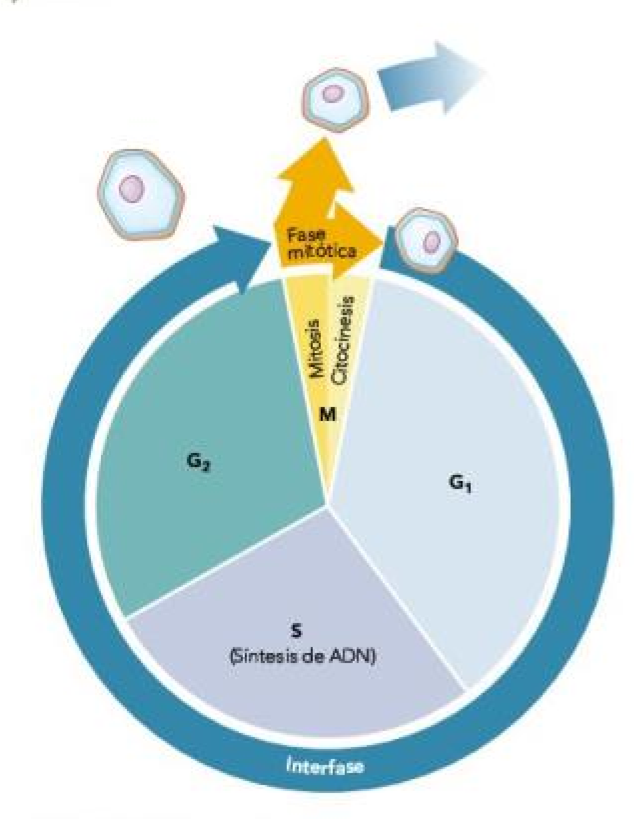



**Figura 2.15.** Ciclo celular de una célula eucariota.
La interfase, período entre las divisiones celulares, comprende el crecimiento inicial y posterior desarrollo (fase $G_1$), la duplicación del ADN (fase S), y el crecimiento continuado y la preparación para la división celular (fase $G_2$). En realidad, la división del núcleo y la división celular en sí, conocidas como fase M o fase mitótica, sólo representan cerca del 10% de la vida de una célula normal.

## La mitosis y la división celular participan en el crecimiento y la reproducción

La división celular, que incluye la mitosis, desempeña un papel fundamental en el crecimiento de todos los organismos eucariotas. También puede participar en la reproducción. La mitosis tiene lugar:

- durante el crecimiento del embrión y su posterior desarrollo en la edad adulta;
- en la sustitución celular en un organismo adulto;
- durante la reproducción asexual de varios tipos. La reproducción asexual es la formación de nuevos organismos genéticamente idénticos al progenitor;
- durante algunas fases de la reproducción sexual en los vegetales. La reproducción sexual es la formación de nuevos organismos diferentes genéticamente a los dos progenitores.

En los Capítulos 4 y 5 analizaremos el papel de la mitosis en el crecimiento vegetal, y en el 6 veremos su papel en la reproducción. En este mismo capítulo compararemos la mitosis con la meiosis, un tipo de división nuclear que sólo está implicada en la reproducción.

## La mitosis da origen a dos núcleos hijos, que contienen el mismo número de cromosomas que la célula original

La mitosis tiene lugar tras la fase $G_2$, que es una de las fases del ciclo celular. Aunque es un proceso continuo, se podría definir la mitosis a partir de cuatro fases: profase, metafase, anafase y telofase. La Figura 2.16 muestra las características más importantes de cada fase.

1 La principal característica de la **profase** es que los cromosomas se han encogido y ensanchado lo suficiente como para ser visibles a través de un microscopio óptico. Cada cromosoma aparece en forma de dos cromátidas hermanas, que equivalen a las dos hebras de ADN duplicadas durante la fase S. Las cromátidas están unidas entre sí por una estrecha región cromosómica denominada **centrómero**. Mientras tanto, los nucleolos desaparecen. Un axonema de microtúbulos (no aparece en la figura que representa la profase) empieza a formarse en dos sitios llamados **centrosomas** o centros organizadores de microtúbulos. Éstos se mueven cada uno hacia los extremos opuestos de la célula. A diferencia de las células vegetales, en las células animales cada centrosoma contiene dos centríolos compuestos por microtúbulos. Al final de la profase, llamada también *prometafase*, la envoltura nuclear se rompe en diversas piezas y desaparece, mientras que los axonemas de microtúbulos comienzan a desplazar los cromosomas hacia el centro de la célula. En su centrómero, cada cromátida forma una compleja estructura de proteínas llamada **cinetocoro**, al que se adhieren algunos microtúbulos.

2 Durante la **metafase**, los cromosomas se desplazan hacia una placa imaginaria conocida como **placa metafísica**, que se extiende a lo largo del diámetro de la célula, equidistante de los dos polos del axonema, que ya está completamente for-

Célula madre
Envoltura nuclear
Centrómero
1 Profase
Cromátida
Una de las dos cromátidas
2 Metafase
Fibra del axonema
Cromosoma
3 Anafase
Placa celular
4 Telofase
Fragmoplasto
Núcleo
Citocinesis
Dos células hijas

**Figura 2.16.** **Mitosis.**

El proceso de la mitosis se suele describir haciendo referencia a cuatro fases: profase, metafase, anafase y telofase. Los cambios más importantes que se producen son la reducción y el ensanchamiento de los cromosomas durante la profase, la alineación de los mismos durante la metafase, la migración de los cromosomas hacia los polos opuestos durante la anafase, y la formación de la envoltura nuclear y la extensión de los cromosomas durante la telofase. La citocinesis o división del citoplasma suele comenzar al final de la anafase o al principio de la telofase. En las células vegetales, un cilindro de microtúbulos llamado fragmoplasto forma la placa celular que separa la célula en dos células hijas.

EL FASCINANTE MUNDO DE LAS PLANTAS

## Aplicación de cultivos de células vegetales

Cada una de las células que conforman un vegetal contiene toda la información genética y los códigos de dicho vegetal. Esto significa que cada célula presente en un vegetal tiene el potencial de producir un nuevo vegetal completo. Por esta razón, decimos que estas células son totipotenciales. Un aspecto muy interesante de estas células vegetales es que si se cultivan en un tubo de ensayo, facilitándoles un medio que contenga todos los nutrientes necesarios, se podría promover fácilmente la totipotencia. Esta capacidad de las células vegetales para producir vegetales tiene diversas utilidades.

Además de crear vegetales completos, las células vegetales individuales pueden definir los rasgos individuales de un vegetal. Por ejemplo, los compuestos únicos que sólo un vegetal completo produce pueden sintetizarse mediante cultivos de células vegetales que actúan como industrias químicas. La importancia de estos cultivos radica en que compuestos específicos como los alcaloides, que protegen a los vegetales de enfermedades y depredadores, pueden también acabar con los organismos causantes de enfermedades que atacan al ser humano (se ha comprobado que algunos incluso acaban con las células cancerosas).

A pesar de su gran utilidad, es muy costoso obtener muchos de los compuestos vegetales cuando se utiliza el vegetal completo. Por ejemplo, la vinca pervinca (*Catharanthus roseus*) produce vinblastina y vincristina, dos alcaloides muy útiles como medicamentos contra el cáncer. Estos alcaloides constituyen sólo el 0,0005% del peso del vegetal. Si se utilizara el vegetal completo como fuente de los mismos, supondría un coste de aproximadamente 750.000 euros por kilogramo, en el caso de la vinblastina, y 2,6 millones de euros, en el caso de la vincristina. Utilizar este proceso con el fin de producir la cantidad necesaria de uno de estos dos compuestos para el tratamiento de un solo paciente conllevaría un coste superior a 7.500 euros. Además, ambas moléculas son muy complejas, por lo que no resulta rentable sintetizarlas fuera del vegetal.

Los científicos están experimentando con cultivos de células para rentabilizar dichos alcaloides, pero los costes de producción relacionados con el uso de vegetales completos todavía no se han optimizado lo suficiente. Con todo, existen numerosas técnicas bastante prometedoras. Una de ellas consiste en estimular la producción a través de hormonas vegetales. Otra técnica es la que emplean algunos científicos que realizan copias extra de los genes responsables de la producción mediante procesos de ingeniería celular. Además, es posible seleccionar las células mutantes para elevar las concentraciones de alcaloides. Por ende, los científicos pueden buscar células que segreguen el alcaloide deseado al exterior de la célula, evitando así eliminarla. A continuación se muestra una lista de algunos de estos compuestos y su utilidad. Actualmente, sólo unos pocos se pueden producir de manera rentable mediante cultivos celulares, pero todo apunta a que en un futuro la situación mejorará. A medida que los científicos aprendan más acerca de cómo producen, almacenan y liberan sus compuestos las células, la rentabilidad de estos cultivos aumentará, posibilitando así la aparición de nuevos medicamentos a precios más razonables, cuya producción no dañe el Medio Ambiente.

**Ejemplos de compuestos vegetales de importancia médica**

| Nombre científico de la planta | Nombre común de la planta | Compuesto | Aplicación |
|---|---|---|---|
| *Aloe* spp. | Aloe | Ácido crisofánico | Contra las quemaduras |
| *Atropa* spp. | Belladona | Atropina, escopolamina e hiosciamina | Medicamentos anestésicos y antiespasmódicos |
| *Catharanthus roseus* | Vinca pervinca | Vinblastina y vincristina | Medicamentos contra el cáncer |
| *Cephaelis ipecacuanha* | Ipecacuana | Compuestos del rizoma | Inductor del vómito |
| *Curcuma longa* | Cúrcuma o Azafrán de Las Indias | Extracto de compuestos del rizoma | Disminuye el nivel de colesterol |
| *Datura* spp. | Estramonio | Atropina, hiosciamina y escopolamina | Medicamentos anestésicos y antiespasmódicos |
| *Digitalis purpurea* | Dedalera o digital | Digitalina | Estimulante cardíaco |
| *Ephedra* spp. | Efedra | Efedrina | Disminuye la presión sanguínea |

*(continúa)*

**Ejemplos de compuestos vegetales de importancia médica (continuación)**

| Nombre científico de la planta | Nombre común de la planta | Compuesto | Aplicación |
|---|---|---|---|
| *Ginkgo biloba* | Ginkgo | Extractos de compuestos de las hojas | Favorece la memoria |
| *Lobelia inflata* | Lobelia | Sulfato de lobelina | Tratamiento de dificultades respiratorias |
| *Mucana pruriens* | Mucuna | L-dopa | Tratamiento de Parkinson |
| *Papaver somniferum* | Adormidera o amapola del opio | Morfina y codeína | Propiedades analgésicas (alivio del dolor) |
| *Podophyllum peltatum* | Podofilo o mandrágora americana | Podofilotoxina | Medicamentos antitumorales |
| *Rauwolfia serpentina* | Rauvolfia o leño serpentino | Reserpina | Tratamiento de enfermedades mentales e hipertensión |
| *Taxus brevifolia* | Tejo del Pacífico | Taxol | Medicamentos contra el cáncer |

mado. Los microtúbulos adheridos a los cinetocoros son los responsables de este movimiento.

3 En la **anafase**, las dos cromátidas hermanas de cada cromosoma se separan, de manera que cada cromátida es ahora un cromosoma independiente. Las proteínas motoras «transportan» los cromosomas hacia los polos opuestos de la célula. Los microtúbulos del axonema adheridos a los cinetocoros se acortan, mientras que el resto de microtúbulos se alarga, empujando y separando los polos celulares.

4 La **telofase** es la última de las fases de la mitosis. Comienza con la llegada de los dos grupos de los cromosomas a cada polo de la célula. La telofase es la fase contraria a la profase, es decir, en cada célula vuelve a formarse la envoltura nuclear, los cromosomas se desenrollan y el axonema desaparece.

5 La **citocinesis** es la división del citoplasma, que suele empezar al final de la anafase o al principio de la telofase. En las células animales, que carecen de pared celular, la citocinesis conlleva una especie de estrechamiento en el citoplasma. La «cintura» resultante, llamada *surco de división*, empieza a estrecharse hasta que acaba separando la célula en dos células nuevas. En las plantas y en algunas algas interviene un fragmoplasto en la citocinesis, que forma una placa celular. El **fragmoplasto** es un cilindro compuesto por microtúbulos derivados del axonema, que se alinean entre los dos núcleos hermanos. La **placa celular**, compuesta por dos nuevas membranas plasmáticas y paredes celulares, se forma entre los núcleos, en el centro del fragmoplasto, y se extiende poco a poco hasta dividir la célula en dos células hermanas.

## Las células nuevas se suelen especializar

Como ya sabemos, la mitosis es esencial en la formación de nuevos vegetales. No obstante, la mitosis por sí misma se limitaría a dividir el espacio celular disponible en subunidades más y más pequeñas. Para crear un organismo pluricelular que funcione, la mitosis debe ir seguida de un crecimiento y un desarrollo de células especializadas en diversas funciones. Al madurar, las células nuevas suelen convertirse en células adultas de diferentes tipos, según su lugar y función dentro del organismo. En el siguiente capítulo, veremos cómo se especializan las células vegetales en diferentes funciones.

## Repaso de la sección

1. **Enumera las fases del ciclo celular y describe lo que sucede en cada una de ellas.**
2. **¿Cuáles son los propósitos de la mitosis y de la división celular?**
3. **Describe, a grandes rasgos, qué sucede durante la mitosis.**

# RESUMEN

## Introducción a las células

Las células son microscópicas y facilitan la absorción adecuada de oxígeno, agua y nutrientes a través de la superficie celular para cubrir las necesidades de las zonas internas.

**Los microscopios nos descubren el mundo celular (págs. 29-31)**
El microscopio óptico desvía la luz para producir imágenes aumentadas. El microscopio electrónico enfoca electrones con lentes magnéticas para producir imágenes. El microscopio electrónico de transmisión (MET) proyecta electrones a través de un espécimen para originar imágenes televisivas. El microscopio electrónico de barrido (MEB) dispara electrones a la superficie de un espécimen para crear una imagen en 3D.

**La célula es la base de la estructura y reproducción de un organismo (págs. 31-32)**
La teoría celular afirma que todo organismo está formado por una o más células, que la célula es la unidad básica de estructura y que toda célula se origina a partir de otra célula ya existente.

**Todas las células son procariotas o eucariotas (págs. 32-33)**
Las células eucariotas evolucionaron a partir de células procariotas y suelen ser más grandes y más complejas, con un núcleo cerrado y otros orgánulos unidos por membranas. La mayoría de los organismos procariotas conocidos son bacterias, que son organismos unicelulares. Los organismos eucariotas pueden ser unicelulares, pero normalmente son pluricelulares. Las funciones celulares en los eucariotas son responsabilidad de los orgánulos. La teoría endosimbiótica afirma que algunos orgánulos son el resultado de la ingestión de células procariotas entre sí.

**Las células producen ácidos nucleicos, proteínas, carbohidratos y lípidos (pág. 33)**
Los ácidos nucleicos (ADN y ARN) contienen genes. Las instrucciones genéticas del ARN dirigen la síntesis de proteínas, las cuales se componen de aminoácidos y definen las características físicas de un organismo. Algunas proteínas son componentes estructurales, mientras que otras, llamadas *enzimas*, regulan las reacciones químicas. Las proteínas también participan en el transporte y en las respuestas a estímulos. Los carbohidratos, tales como los azúcares y el almidón, son fuente de energía y bloques de construcción estructural. Los lípidos, como las grasas y los fosfolípidos, tienen una doble función, pues actúan como bloques de construcción estructural y como capas protectoras.

## Principales orgánulos de la célula vegetal

Las células de las plantas, algas, hongos y animales poseen básicamente el mismo tipo de orgánulos. El interior de una célula vegetal (todo lo que está dentro de la pared celular) recibe el nombre de *protoplasto*. El interior consta de dos partes: el núcleo y el citoplasma.

**El núcleo proporciona «anteproyectos» de ADN para la fabricación de proteínas (págs. 34-36)**
El ADN en el núcleo está organizado en cromosomas, que presentan una compleja estructura en forma de hilo. Un cromosoma contiene muchos genes, y cada uno de ellos codifica una proteína específica. Los nucleolos son estructuras redondas que se encuentran en algunos cromosomas y que sintetizan subunidades para los ribosomas. La envoltura nuclear presenta poros que permiten la entrada y salida de sustancias hacia el citoplasma y desde el mismo.

**Los ribosomas fabrican las proteínas (pág. 36)**
Los ribosomas son partículas muy pequeñas que usan el ARN para sintetizar las proteínas. A diferencia de otros orgánulos, los ribosomas carecen de membrana y también aparecen en las células procariotas.

**El retículo endoplasmático es el lugar donde se produce más síntesis de proteínas y lípidos (pág. 36)**
El retículo endoplásmico (RE) es una red de membranas adheridas a la membrana nuclear. Funciona como sitio de unión, donde tiene lugar la fabricación y exportación de lípidos (en el RE liso) y de proteínas (en el RE rugoso).

**El aparato de Golgi completa y transporta los productos celulares (pág. 36)**
También conocido como complejo de Golgi, este orgánulo consiste en unos sacos denominados *cisternas* que, apiladas y unidas por una membrana, forman cuerpos que almacenan y modifican los productos del RE antes de exportarlos desde la célula a través de las vesículas de transporte.

**Los cloroplastos de las células vegetales verdes convierten la energía solar en energía química almacenada (págs. 36-37)**
Los cloroplastos son orgánulos fotosintéticos presentes en las células de las partes verdes de un vegetal. En los tilacoides, la energía solar se convierte en energía química, mientras que la producción y el almacenamiento de azúcares tiene lugar en un fluido circundante llamado *estroma*. Los cloroplastos son un tipo de plastidio, un orgánulo que fabrica y almacena nutrientes o pigmentos para las células vegetales. Los plastidios carentes de color, que reciben el nombre de *leucoplastos*, suelen con-



tener almidón, mientras que los cromoplastos contienen pigmentos amarillos, naranjas o rojos.

**Las mitocondrias convierten la energía almacenada en energía para la célula (págs. 37-38)**

La mitocondria es un orgánulo que actúa como «motor» de la célula, puesto que convierte la energía química almacenada en ATP, que es la molécula orgánica propulsora de las actividades celulares.

**Los microcuerpos participan en las reacciones químicas (págs. 38)**

Los microcuerpos son orgánulos esféricos, de pequeño tamaño, que contienen enzimas. Los peroxisomas son microcuerpos que confinan el procesamiento del peróxido de hidrógeno para las reacciones químicas. Los vegetales también presentan microcuerpos llamados *glioxisomas*, que contienen enzimas que convierten las grasas en azúcares.

**Las vacuolas desempeñan diversas funciones en el metabolismo celular y en la determinación de la forma de la célula (págs. 38-39)**

La mayor parte del volumen de una célula vegetal lo ocupa una gran vacuola central que almacena agua y productos de desecho, regula las concentraciones de sales y ayuda a mantener la forma de la célula. La membrana de la vacuola se llama *tonoplasto*.

## El citoesqueleto: control de la forma y movimiento de las células

El citoesqueleto (esqueleto celular) mantiene la forma de la célula y evita que los orgánulos floten libremente. El citoesqueleto tiene tres tipos de proteínas en forma de hilo: microtúbulos, microfilamentos y filamentos intermedios, que se extienden como vías a lo largo de citosol o hialoplasma.

**Los microtúbulos desempeñan un importante papel en los movimientos celulares (págs. 39-40)**

Los microtúbulos son los hilos proteínicos más largos del citoesqueleto. Dirigen el movimiento de moléculas, orgánulos y cromosomas dentro de la célula. Los microtúbulos también pueden ser componentes de los cilios y flagelos, los apéndices propulsores que se encuentran en muchas células animales y en las células reproductoras móviles de los vegetales.

**Los microfilamentos ayudan a las células vivas a cambiar de forma (pág. 41)**

Los microfilamentos son los hilos de proteínas más delgados del citoesqueleto. Están compuestos de una proteína llamada actina, y son los causantes del movimiento y de los cambios en la forma de la célula. En los vegetales, desplazan el contenido celular alrededor de la vacuola central en un movimiento circular llamado corriente citoplásmica o ciclosis.

**Las proteínas motoras o «motores moleculares» generan el movimiento (págs. 41-42)**

Los microtúbulos y microfilamentos proporcionan vías para guiar a las proteínas motoras («motores moleculares»), las cuales se adhieren a estas estructuras para ser transportadas hasta cualquier lugar de la célula.

**Los filamentos intermedios ayudan a determinar la estructura permanente de la célula (pág. 42)**

Los filamentos intermedios son más gruesos que los microfilamentos, pero más delgados que los microtúbulos. En las células vegetales, su función podría ser la de ayudar a mantener la forma de la célula.

## Membranas y paredes celulares

**Las membranas son barreras protectoras presentes alrededor de la célula y en su interior (págs. 42-43)**

La célula está rodeada de una membrana plasmática (membrana celular) que controla todo lo que entra o sale de la misma. El modelo de mosaico fluido describe la estructura de la membrana plasmática como una doble capa de fosfolípidos que hace que la membrana sea selectivamente permeable.

**La pared celular protege la célula vegetal y define la forma de la misma (págs. 43-44)**

Los vegetales, al contrario que los animales, poseen una pared celular externa a la membrana plasmática. Además de la pared celular primaria que toda célula vegetal produce, algunas células de las plantas leñosas producen una pared celular secundaria, más ancha que la primaria, entre esta última y la membrana celular, que proporciona sostén estructural. La pared celulares vegetal está compuesta principalmente por largas moléculas de celulosa. Por su parte, las plantas vasculares constan de unas moléculas rígidas llamadas *lignina*, que fortalecen la pared celular. Las paredes celulares de células adyacentes se mantienen unidas gracias a una fina capa denominada *laminilla media* o *capa intercelular*.

**Los plasmodesmos son canales que conectan las células vegetales (págs. 44-45)**

Los plasmodesmos permiten que las moléculas pasen de una célula a otra.

## El ciclo celular y la división celular

Al final de su ciclo vital, las células se dividen o se mueren. A menudo, las células muertas proporcionan sostén estructural y conducen agua. El crecimiento y la reproducción de un organismo pluricelular dependen de la división celular.

**El ciclo celular describe las fases de la vida de una célula (pág. 45)**

El ciclo celular abarca dos grandes períodos: interfase y fase mitótica. La interfase comprende el 90% del ciclo celular e incluye la fase $G_1$, la duplicación del ADN (fase S) y la fase $G_2$. Durante la fase S, el ADN de cada cromosoma se duplica para producir dos hebras hermanas de ADN, llamadas cromátidas. La fase mitótica o fase M comprende la división celular, durante la cual las cromátidas se convierten en cromosomas separados, y el núcleo y el citoplasma se dividen para formar células separadas. La división celular consiste en la división del núcleo y en la citocinesis o separación del citoplasma y de los nuevos núcleos en células hijas.

**La mitosis y la división celular participan en el crecimiento y la reproducción (pág. 46)**

La mitosis está implicada en el crecimiento, en la sustitución celular en organismos adultos, en la reproducción sexual en los vegetales y en la reproducción asexual.

**La mitosis da origen a dos núcleos hijos, que contienen el mismo número de cromosomas que la célula original (pág. 46-49)**

La mitosis comprende varias fases: profase (aparición de cada cromosoma en forma de par de cromátidas hermanas y comienzo de la formación de un axonema de microtúbulos; rotura de la envoltura nuclear, y movimiento de cromátidas hacia el centro de la célula); metafase (alineación de las cromátidas a lo largo del centro entre los dos polos del axonema); anafase (separación de las cromátidas para formar cromosomas individuales, que se desplazan hacia los polos opuestos), y telofase (contraria a la profase, donde vuelven a formarse membranas nucleares alrededor de cada célula hija). Normalmente, la citocinesis tiene lugar al final de la anafase o al principio de la telofase. Durante la citocinesis de una célula vegetal, se forma una placa celular que divide la célula en dos células hijas.

**Las células nuevas se suelen especializar (págs. 49)**

La división celular divide el espacio celular disponible, pero no origina el crecimiento. Para que un organismo pluricelular se desarrolle, la división celular debe ir seguida del crecimiento y la diferenciación celulares, así como de la creación de células especializadas en diferentes funciones.

## Cuestiones de repaso

1. Describe, a grandes rasgos, cómo funciona cada uno de los siguientes microscopios: microscopio óptico, microscopio electrónico de transmisión y microscopio electrónico de barrido.
2. ¿Cuáles son las tres conclusiones básicas de la teoría celular?
3. Enumera las diferencias entre una célula eucariota y una procariota.
4. ¿En qué se parecen las funciones de una célula procariota y una eucariota?
5. ¿Qué relación hay entre la endosimbiosis y la evolución de los orgánulos?
6. ¿En qué sentido es el núcleo el «supervisor» de una célula eucariota?
7. ¿En qué lugar de la célula se produce la síntesis de proteínas?
8. ¿Qué relación hay entre el retículo endoplasmático y el aparato de Golgi?
9. ¿Qué relación hay entre los cloroplastos y las mitocondrias?
10. Describe las funciones de la gran vacuola central de una célula vegetal.
11. Compara y contrasta los orgánulos de una célula vegetal y de una célula animal.
12. ¿Qué ocurriría si no existiese el citoesqueleto?
13. Compara y contrasta los microtúbulos y los microfilamentos.
14. Explica qué hace que una pared celular sea fuerte y rígida.
15. ¿Cómo están unidas las células vegetales?
16. ¿Qué ocurre en cada fase del ciclo celular?
17. Explica qué ocurre durante cada una de las fases de la mitosis.

## Cuestiones para reflexionar y debatir

1. Los microscopios abrieron la puerta a un mundo inimaginable para muchas personas. Hace poco, unos cuantos filósofos afirmaron que la ciencia había descubierto casi todo, y que lo único que quedaba por hacer era trabajar en los detalles. ¿Estás de acuerdo? Justifica tu respuesta.
2. ¿Qué características de la célula hacen que parezca una fábrica?
3. ¿Es una célula vegetal una especie de organismo en miniatura? Razona tu respuesta.
4. Si cada célula de un vegetal contiene todos los genes del mismo, ¿qué evita que las células se conviertan en vegetales individuales por sí solas? ¿Por qué, por ejemplo, cada hoja no da lugar a miles de brotes?
5. ¿En qué se parecen el citoesqueleto y el esqueleto humano? ¿En qué se diferencian?
6. ¿A qué problemas tendrían que enfrentarse los organismos de gran tamaño como los árboles y humanos si la división celular no tuviese lugar y fueran sólo una única célula gigante?
7. Las células procariotas son bastante pequeñas en comparación con las eucariotas. ¿Por qué crees que hay pocas células procariotas grandes?
8. Con la ayuda de una serie de dibujos, (a) muestra cómo quedaría el citoplasma de una célula procariota ingerida por otra más grande, quedando rodeado de dos membranas. Indica cuál es la membrana plasmática original de la célula procariota pequeña y cuál es la membrana de la va-

cuola digestiva de la célula receptora. (b) Ahora continúa la secuencia de diagramas para demostrar cómo procesos de ingestión similares podrían dar lugar a un cuerpo ingerido que ha quedado rodeado de cuatro membranas. Ésta es la estructura que encontramos en los cloroplastos de las algas pardas (Pista: ¿cuál sería el resultado si la célula originada en el apartado (a) se ingiriera a sí misma?). Identifica el origen de cada una de las cuatro membranas.

## Conexión evolutiva

Basándote en la información aportada en este capítulo sobre las similitudes y diferencias entre una célula eucariota y una procariota, enumera los rasgos que tendrían mitocondrias y cloroplastos si es correcta la teoría endosimbiótica, que afirma que éstos evolucionaron de células procariotas ingeridas entre sí. ¿Se han encontrado estos rasgos? ¿Contradice la teoría el hecho de que ni mitocondrias ni cloroplastos pueden crecer en un cultivo puro? Justifica tu respuesta.

## Para saber más

Desde hace poco, los laboratorios científicos vienen utilizando un nuevo microscopio llamado microscopio de fuerzas atómicas o microscopio de efecto túnel. Este nuevo instrumento nos proporciona una visión del área de superficie, pero posee mucho más aumento que un microscopio electrónico de barrido. Busca más información en Internet sobre este nuevo microscopio para saber cómo funciona.

De Kruif, Paul, y F. González-Crussi. *Cazadores de microbios*. Barcelona: Biblioteca Científica Salvat, 1995. Este libro recoge la historia de importantes e interesantes personajes del mundo de la microbiología y da la impresión de transportarnos al momento en el que se realizaron todos estos fascinantes descubrimientos.

Drake, Ellen Tan. *Restless Genius: Robert Hooke and His Earthly Thoughts*. Nueva York: Oxford University Press, 1996. Todo lo que conocemos sobre Robert Hooke pone de manifiesto las múltiples facetas de este gran genio.

*Los últimos días del Edén* es una emocionante cinta protagonizada por Sean Connery y Lorraine Bracco, que narra la destrucción de la selva tropical y el potencial de la misma para la producción de sustancias de gran utilidad para el mundo de la medicina. Además, no podemos perdernos a Sean Connery en el papel de un botánico!

Nichols, Richard. *Robert Hooke and the Royal Society*. Philadelphia, PA: Trans-Atlantic Publications, 1999. Robert Hooke mantuvo una excelente relación con la Royal Society. Isaac Newton, que dirigió dicha sociedad tras la muerte de Hooke, tenía frecuentes disputas con este último e intentó borrar de los registros de la Royal Society todo rastro suyo.

Rasmussen, Nicolas. *Picture Control: The electron Microscope and the Transformations of Biology in America, 1940-1960*. Standford, California: Standford University Press, 1997. Este libro da cuenta de un importante periodo de la historia de la ciencia.

Thomas, Lewis. *Las vidas de la célula*. Barcelona: Ultramar Editores S.A., 1990.

Thomas, Lewis. *La medusa y el caracol*. España: Fondo de Cultura Económica. Todos los libros de Lewis Thomas están muy bien escritos, son fáciles de leer e inducen al pensamiento crítico.

3

# Introducción a la estructura de las plantas



Secuoya costera (*Sequoia sempervirens*).

## Principales tipos de células vegetales

Las células del parénquima son el tipo más común de célula viva diferenciada

Las células del colénquima confieren un soporte flexible

Las células del esclerénquima confieren un soporte rígido

## Estructura histológica del cuerpo de una planta vascular

El sistema de tejido dérmico conforma la cobertura protectora externa de la planta

El tejido vascular conduce agua, minerales y nutrientes

El tejido fundamental suele originarse entre el tejido dérmico y el tejido vascular

## Introducción a los órganos de una planta vascular

El tallo dispone las hojas para optimizar la fotosíntesis

Las hojas participan en la fotosíntesis y en la transpiración

La raíz ancla el vegetal al tiempo que absorbe agua y minerales

## Introducción al crecimiento y desarrollo de los vegetales

El embrión da lugar al tallo, hojas y raíz de una planta con semillas adulta

Los meristemos permiten que el vegetal continúe creciendo durante toda su vida

El meristemo apical promueve el crecimiento primario, que otorga longitud a la raíz y al vástago

Los botánicos investigan el modo en que los genes controlan la formación de un meristemo apical

El meristemo apical da lugar al meristemo primario, el cual produce el tejido primario

El crecimiento secundario de los meristemos laterales proporciona un mayor grosor a la raíz y al tallo

Algunas plantas viven durante un período vegetativo, mientras que otras viven durante dos o más

Hace más de doscientos millones de años, cuando los dinosaurios todavía dominaban el mundo animal, las Gimnospermas dominaban el mundo vegetal, siendo las Coníferas los vegetales más voluminosos. Entre sus descendientes se encuentra casi el ser vivo más alto: la secuoya costera (*Sequoia sempervirens*). La primera palabra del nombre científico venera a Sequoyah, el creador de la escritura Cherokee, mientras que *sempervirens* proviene del latín y significa «siempre verde». La secuoya costera crece de manera natural únicamente en la estrecha franja costera que se extiende desde el norte del Estado de California hasta el sur del Estado de Oregón. Puede crecer en más sitios, pero nunca llegará a alcanzar la altura tan sorprendente que luce en su hábitat natural. El árbol más alto que existe actualmente es el *Stratosphere Giant* (Gigante de la Estratosfera), situado en el *Humboldt Redwoods State Park* (California). Tiene una altura de 112,34 metros, lo que significa que es cinco pisos más alto que la Estatua de la Libertad. La secuoya también es ancha, pues el tronco de una secuoya madura puede tener un diámetro de 3 a 6,1 metros. Son árboles de crecimiento rápido; los árboles que tienen entre 4 y 10 años de edad pueden alcanzar los 2 metros de altura en un solo período vegetativo.

En ocasiones, se traduce incorrectamente el término *sempervirens* por «siempre vivo». No es de extrañar, pues se cree que el *Stratosphere Giant* tiene entre 600 y 800 años, y se ha verificado que la secuoya de mayor edad tiene al menos 2.200 años. En parte, el secreto de su longevidad reside en la corteza, que es muy gruesa (alcanza unos 30 centímetros de grosor en los árboles ancianos) y resistente, por tanto, a los insectos, los hongos y el fuego.

¿Por qué las secuoyas crecen tanto y siguen en pie? ¿Cómo transportan el agua y los minerales desde el suelo hasta las ramas más altas, a decenas de metros del suelo? ¿Cómo logran vivir tanto tiempo? La respuesta a tales preguntas la podemos encontrar estudiando las características básicas de la estructura y el crecimiento de las plantas. En este capítulo veremos, *grosso modo*, cómo las células, tejidos y órganos forman el vegetal, y cómo las células pueden especializarse en fines como el transporte, el sostén y la protección. Después, analizaremos los modelos básicos de crecimiento del vegetal.



# Principales tipos de células vegetales

Al igual que todos los organismos pluricelulares, un vegetal comienza siendo una sola célula. En el Capítulo 2 vimos cómo la división celular, mediante mitosis, procura nuevas células para el crecimiento del vegetal. La mayor parte de la mitosis tiene lugar dentro de las células meristemáticas, que son células no especializadas que pueden dividirse indefinidamente para producir otras nuevas. Las regiones de estas células meristemáticas que originan el nuevo crecimiento se denominan **meristemos** (del término griego *meristos*, que significa «dividido») y están presentes en todo tipo de vegetales, desde musgos a árboles gigantes. Las células meristemáticas llamadas **iniciales** permanecen dentro del meristemo como fuente de nuevo crecimiento. Podríamos considerarlas «máquinas mitóticas» que representan una «fuente de juventud» para el vegetal, capacitándolo para un crecimiento continuo durante toda su vida. Más adelante, examinaremos dos tipos de meristemos: el meristemo apical, que otorga longitud a las puntas del tallo y de la raíz, y el meristemo lateral, que otorga anchura al tallo y a la raíz de tipo leñoso.

Cuando una célula inicial se divide mediante mitosis, una célula hija permanece como inicial en el mismo lugar dentro del meristemo. La otra célula hija, que se dice **derivada**, es expulsada del meristemo y puede dividirse de nuevo o comenzar los procesos de elongación y **diferenciación**, mediante los cuales una célula no especializada se convierte en una célula especializada. De esta manera, un vegetal conserva siempre un suministro de células iniciales meristemáticas no especializadas para generar el nuevo crecimiento, mientras que otras nuevas células especializadas se desarrollan para cubrir determinadas funciones. Puesto que las células meristemáticas no son células especializadas, se dice que son células indiferenciadas. Las células especializadas, que tienen estructuras y funciones específicas, se conocen como *células diferenciadas*. Las células vegetales poseen varios grados de diferenciación, es decir, algunas están más especializadas que otras. Ocasionalmente, en los vegetales, el proceso de diferenciación puede invertirse, es decir, una célula diferenciada puede convertirse en una célula meristemática indiferenciada. Tal proceso, que la devuelve al estado meristemático, se produce durante el desarrollo de los meristemos laterales y en cultivos de tejidos de laboratorio.

En esta sección compararemos los tres tipos básicos de células diferenciadas que se dan normalmente en los vegetales: células del parénquima, células del colénquima y células del esclerénquima. Más adelante, analizaremos las células especializadas que conducen agua, minerales y nutrientes en las plantas vasculares.

## Las células del parénquima son el tipo más común de célula viva diferenciada

La mayoría de las células vegetales vivas son células del **parénquima**, que actúan como «bestia de carga» en un vegetal. En la mayoría de las plantas, son la célula viva más habitual, como célula diferenciada, y como tipo de célula (Figura 3.1). Al mismo tiempo, son el tipo de célula menos especializada de un vegetal, pues, por lo general, no suelen sufrir demasiada diferenciación antes de asumir el papel que les corresponde como células vegetales maduras. Algunos botánicos consideran que las células parenquimáticas son las precursoras inmediatas del resto de células, mientras que otros opinan que son las células meristemáticas las que dieron lugar a las células diferenciadas, incluyendo las células parenquimáticas.

Las células del parénquima tienen una pared celular primaria delgada y normalmente carecen de secundaria. Esta delgada pared las capacita para adquirir formas variadas durante el crecimiento y rellenar el espacio disponible, pero lo más normal es que sean esféricas, cúbicas o alargadas. Puesto que carecen de pared secundaria y, por tanto, contienen menos celulosa, al vegetal le resulta relativamente «económico» producirlas. En consecuencia, el vegetal suele utilizarlas para rellenar el espacio desocupado o dar estructura a las partes que deben ser sustituidas con frecuencia, como, por ejemplo, las hojas. De hecho, el término griego *parenchein* quiere decir «verter a un lado».

Aunque sus funciones principales son las de rellenar el espacio y proporcionar estructura, las células parenquimatosas también tienen otros fines. La mayoría de las células fotosintéticas son células parenquimáticas especializadas y se llaman células del **clorénquima**. Las células parenquimáticas también almacenan agua y nutrientes en la raíz, el tallo, las hojas, las semillas y los frutos. Cuando comemos fruta, probablemente la mayor parte de lo que ingerimos sean células parenquimáticas. Cuando examinemos la estructura de un vegetal, nos toparemos con estas células en muchas partes. Durante la madurez siguen estando vivas y generalmente se pueden dividir, lo que les permite convertirse en diferentes tipos de células más especializadas, como veremos más adelante.

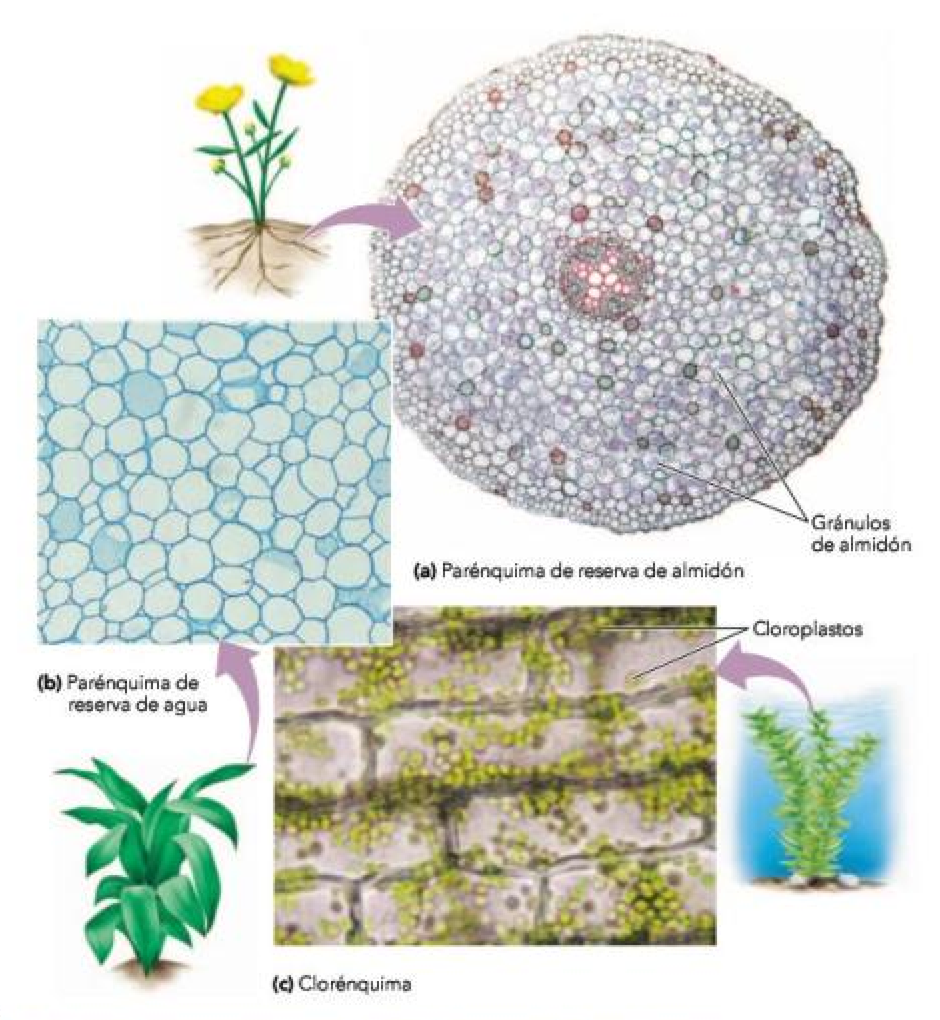



**Figura 3.1.** Las células del parénquima son el tipo más común de célula vegetal.

Por lo general, las células del parénquima son células vegetales relacionadas con una gran variedad de funciones, como la fotosíntesis, el almacenamiento de alimentos y agua, y la provisión de estructura. **(a)** Las células del parénquima de reserva de almidón se dan en las hojas, el tallo y la raíz. **(b)** Las células del parénquima también pueden servir como reservas de agua en la raíz y el tallo. **(c)** Las células del clorénquima contienen cloroplastos y se encuentran sobre todo en las hojas.

## Las células del colénquima confieren un soporte flexible

La principal función de las células del **colénquima** es proporcionar un soporte flexible. Las células del colénquima son normalmente alargadas y pueden adquirir formas variadas durante el crecimiento, pues permanecen vivas en la madurez y carecen de pared secundaria. A diferencia de las células del parénquima, las células del colénquima poseen una pared primaria que se engruesa en algunas zonas donde contiene celulosa adicional, habitualmente en los bordes de la pared celular. El nombre *colénquima* proviene del griego *kolla*, que quiere decir «pegamento», y hace referencia a estas gruesas capas de celulosa, que permiten a este tejido proporcionar mayor sostén que el parénquima y mantenerse flexible al mismo tiempo (Figura 3.2). Los investigadores han descubierto que los vegetales que viven en entornos ventosos o que están sometidos a una tensión mecánica artificial producen mucho más colénquima, que les permite doblarse sin llegar a quebrarse.

Con el fin de proporcionar sostén, las células del parénquima y del colénquima deben estar **turgentes**, es decir,

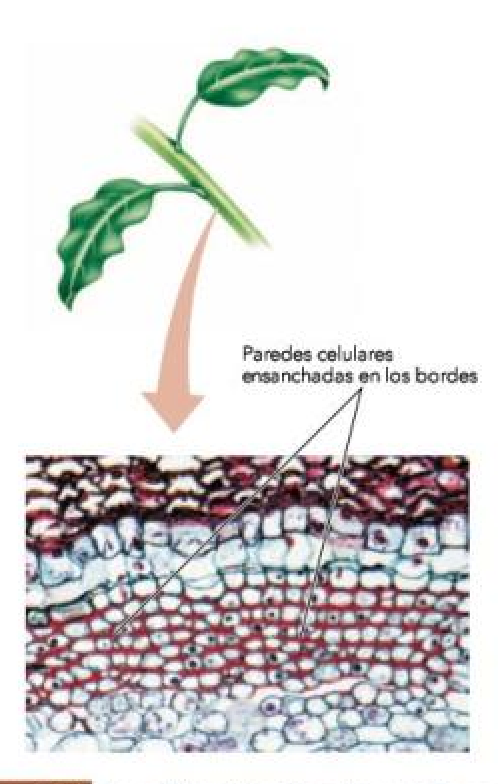


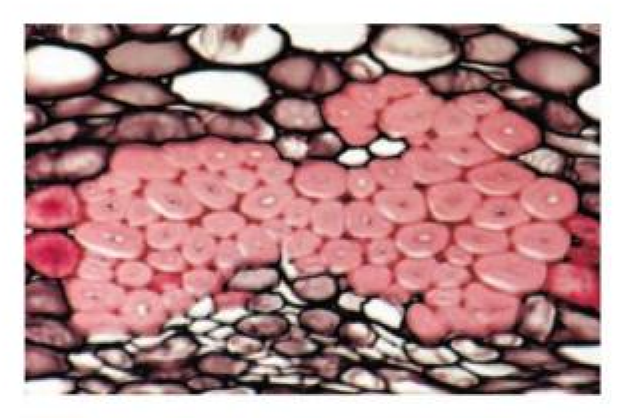

**Figura 3.2.** **Las células del colénquima confieren un sostén flexible.**

La pared celular de las células del colénquima se ensancha en algunas zonas por la presencia de celulosa adicional, lo que les permite proporcionar un mayor sostén que las células del parénquima, al tiempo que otorgan flexibilidad a los tallos vivos.

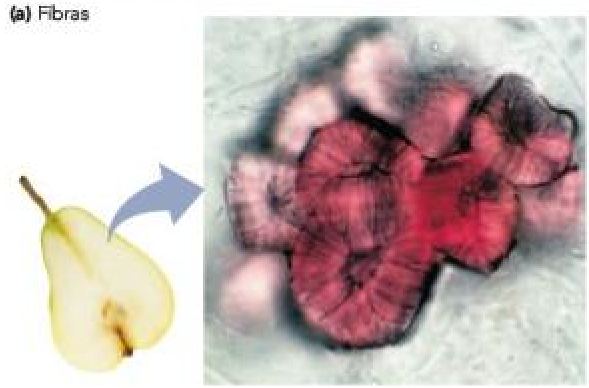
hinchadas o agrandadas debido a que están llenas de agua. Tomemos como ejemplo las células del colénquima que componen la mayor parte de las «costillas» estructurales de un tallo de apio. Después de dejarlo en la nevera, el tallo quedará flácido como resultado de la pérdida de agua, pero al ponerlo en agua recuperará la turgencia. Si alguna vez hemos hinchado una colchoneta de aire o un colchón de agua, sabremos lo que quiere decir que una célula esté turgente. De la misma forma que estos elementos pueden aguantar nuestro peso, una célula vegetal llena de agua facilita el sostén al vegetal.

## Las células del esclerénquima confieren un soporte rígido

A diferencia de las células del colénquima y de la mayoría de las del parénquima, las células del **esclerénquima** constan de pared secundaria, a menudo fortalecida con lignina. La palabra *esclerénquima* procede del término griego *skleros,* y significa «duro», aludiendo al hecho de que la gruesa pared secundaria proporciona un sostén rígido. No en vano, la pared celular de una célula del esclerénquima es mucho más dura que la de una célula del colénquima o del parénquima (Figura 3.3). Al vegetal le resulta «caro» producir las células del esclerénquima debido a la celulosa adicional necesaria para construir la pared celular secundaria. En consecuencia, las células del esclerénquima son menos comunes en vegetales pequeños que las del parénquima o las del colénquima. Al contrario que éstas dos últimas, las células del esclerénquima mueren al alcanzar la madurez. Proporcionan firmeza es-



**(a)** Fibras



**(b)** Esclereidas

**Figura 3.3.** **Las células del esclerénquima confieren un sostén rígido.**

**(a)** Este tallo presenta unas células del esclerénquima largas y estrechas conocidas como *fibras,* que proporcionan sostén rígido al vegetal. Las células del esclerénquima suelen tener entre 20 y 50 μm de ancho y pueden llegar a tener 70 mm de longitud en el caso de las fibras. **(b)** La ancha y rígida pared celular de las células esclereidas, también conocidas como *células pétreas,* proporcionan sostén estructural a los huesos y cáscaras de los frutos, así como esa característica textura granulosa a la pulpa de la pera.

## EL FASCINANTE MUNDO DE LAS PLANTAS

### Fibras flexibles

La naturaleza resistente y elástica de las fibras las hace ser muy útiles desde el punto de vista económico. Las fibras de la corteza interna, también conocida como fibras finas, sólo contienen una pequeña cantidad de lignina. Proceden del floema del tallo de las Dicotiledóneas, como la planta del lino (*Linum usitatissimum*), el cáñamo (*Cannabis sativa*) y el yute (*Corchorus capsularis*). (Más adelante estudiaremos el floema con mayor detenimiento.) La planta del lino se usa para fabricar papel y lino textil, mientras que el yute se utiliza para fabricar cuerda. Puesto que el cáñamo es fuente de una gran variedad de productos, incluidos papel, textiles y cuerda, el cultivo del cáñamo se ha extendido durante las últimas décadas con el fin de salvaguardar los recursos forestales. Sin embargo, las variedades de la especie *Cannabis sativa* cultivadas para la obtención de fibras son similares a las utilizadas para obtener la marihuana. Por eso, las autoridades temen que alguien asegure estar cultivando cáñamo para obtener cuerda, papel o textiles, y realmente esconda otros planes comerciales.

Las hojas de los vegetales producen otro tipo de fibras conocidas como fibras duras, que son mucho más rígidas y bastas que las fibras finas, pues las paredes de sus células contienen mayor cantidad de lignina. Las fibras duras proceden generalmente del xilema de las Monocotiledóneas (estudiaremos el xilema más adelante en este capítulo). Los artesanos utilizan las fibras duras para hacer cuerdas resistentes y gruesas, como las que se fabrican en Filipinas a partir de las hojas del abacá o cáñamo de Manila (*Musa textilis*). Las fibras duras también pueden obtenerse a partir de las hojas de la piña (*Ananas comosus*) y del sisal (*Agave sisalana*).

Muchas culturas han adaptado las hojas y tallos de diferentes vegetales para producir fibras y textiles.

**Planta del lino.** El cultivo de lino ha estado presente en todo el mundo desde el año 3.000 a. C. aproximadamente.



**Lino. Semillas, fibras y tejido.** Hoy en día, la mayor parte del papel se fabrica a partir de la celulosa de los árboles. Sin embargo, en otro tiempo, las fibras de lino fueron fuente común del papel y del lino textil.

tructural en regiones que han dejado de crecer en longitud y que ya no necesitan ser flexibles. Si el vegetal se marchita, es decir, si pierde turgencia por la carencia de agua, las células del esclerénquima todavía pueden conferirle sostén gracias a su pared celular endurecida.

Hay dos tipos de células del esclerénquima que proporcionan sostén y protección: las fibras y las esclereidas. Las **fibras** son células alargadas, con una pared secundaria gruesa reforzada con lignina, la cual la hace fuerte y flexible (*véase* el cuadro *El fascinante mundo de las plantas* en esta página). Normalmente, las fibras se encuentran agrupadas y permiten que los tallos, incluidos los troncos de los árboles, se muevan con el viento sin romperse. Las **esclereidas** presentan formas más variadas, pero lo más normal es que sean cúbicas o esféricas. Son las responsables de estructuras como las cáscaras o los huesos de los frutos, generalmente de dureza pétrea y sin flexibilidad. La textura arenosa de la pulpa de una pera se debe también a las esclereidas, que ordinariamente se conocen como *células pétreas*.

### Repaso de la sección

1. **¿En qué se diferencian las células meristemáticas de las células del parénquima, del colénquima y del esclerénquima?**
2. **Compara los tres tipos básicos de células diferenciadas.**

# Estructura histológica del cuerpo de una planta vascular

Todas las plantas tienen células que llevan a cabo la fotosíntesis, almacenan y transportan agua y nutrientes y proporcionan sostén. En las plantas vasculares, que representan la inmensa mayoría de las plantas, muchas células del parénquima, colénquima y esclerénquima se convierten en células especializadas en el transporte, sostén y protección. Por el contrario, los musgos y otros Briófitos no presentan tantos tipos de células especializadas para dichas funciones. En este apartado estudiaremos la estructura y función de las células más especializadas de una planta vascular.

Un grupo de células con una misma función es un **tejido**. A diferencia de los zoólogos, los botánicos distinguen dos tipos de tejido: simple y complejo. Un **tejido simple** se compone de un solo tipo de célula. Por ejemplo, las células del parénquima, colénquima y esclerénquima pueden formar por separado un tejido simple. Un **tejido complejo** está formado por varios tipos de células, es decir, una mezcla de células del parénquima, del esclerénquima y de células conductoras de agua. En las plantas, varios tejidos simples y complejos se organizan en tres unidades funcionales conocidas como **sistemas de tejido**, que son continuos a lo largo de todo el vegetal. La Figura 3.4 nos muestra los tres sistemas de tejido en las plantas vasculares: sistema de tejido dérmico, sistema de tejido vascular y sistema de tejido fundamental. Todos ellos se originan a partir de las células meristemáticas.

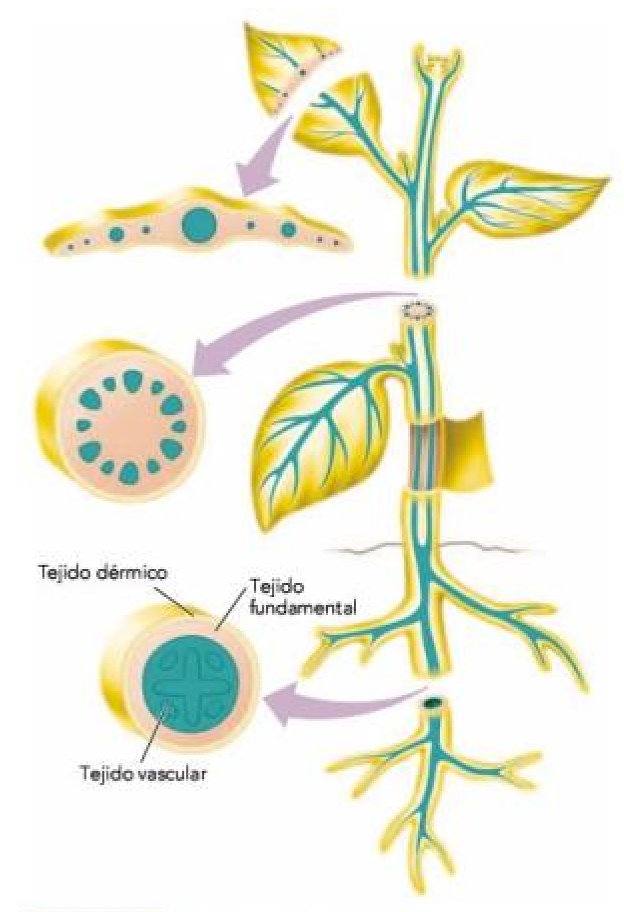



**Figura 3.4.** Tres sistemas de tejido.
El sistema dérmico consiste en la capa protectora externa de tejido. El sistema de tejido vascular contiene los tejidos que conducen agua, minerales y nutrientes. El sistema de tejido fundamental suele localizarse entre los dos tejidos anteriores. Se debe tener en cuenta que cada sistema es continuo a lo largo de todo el vegetal.

## El sistema de tejido dérmico conforma la cobertura protectora externa de la planta

El **sistema de tejido dérmico** (del griego *derma*, que significa «piel») es la cubierta externa de protección de una planta. El tejido dérmico comienza siendo células del parénquima, que después se convierten en varios tipos de células que protegen al vegetal de un daño físico y de la desecación. Durante el primer año de crecimiento, una planta presenta una capa de tejido dérmico que se conoce como **epidermis**, cuyas células se encuentran muy juntas formando una barrera de seguridad. En las plantas que viven más de un período vegetativo, la epidermis del tallo y de la raíz se sustituye por un tejido protector llamado **peridermis** (del griego, «que rodea la piel»), que consiste fundamentalmente en células no vivas de corcho que protegen al vegetal de los depredadores y de la pérdida de agua. Como veremos en el Capítulo 5, las plantas leñosas presentan múltiples capas peridérmicas.

Las células dérmicas pueden modificarse mediante la formación de prolongaciones similares a pelos denominadas **tricomas**. La palabra *tricoma* proviene de la palabra griega para «pelo». Este tipo de pelo lo encontramos en las prolongaciones de las hojas y semillas de la planta del algodón (*véase* el cuadro *Las plantas y las personas* de la página 62).

El tejido dérmico también contribuye a controlar el intercambio de gases, incluido el vapor de agua. Por ejemplo, muchos tallos y hojas vegetales producen una **cutícula**,

LAS PLANTAS Y LAS PERSONAS

## El algodón a través de los siglos

Los tricomas pueden cubrir varias necesidades de las plantas, como dar sombra a las hojas que sufren un exceso de luz, dispersar el viento, proteger de los insectos, ayudar a obtener los nutrientes y esparcir las semillas. En el caso del algodón, los tricomas han servido tanto a necesidades vegetales como humanas, siendo muy importante no sólo para la evolución del vegetal en sí, sino también para la historia de la Humanidad. Los tricomas del algodón se originan a partir de la capa celular externa de su semilla y tienen aspecto de pelos largos y huecos. Se pegan al pelaje de los animales y otras superficies, ayudando a transportar las semillas a otros lugares. Cientos de estos tricomas pueden enrollarse entre sí para formar un hilo, que luego los seres humanos tejen y convierten en un tejido textil.

Durante más de 4.000 años, el algodón, originario de varios continentes, ha desempeñado un papel fundamental en la historia de la Humanidad. El algodón se tejía a mano, un proceso que comienza envolviendo una masa desorganizada de fibras de algodón alrededor de un palo denominado rueca. El hilo se fabricaba tirando de las fibras de la rueca y atándolas a una varilla de madera denominada huso, que se utilizaba para enderezar, enrollar y unir el conjunto de hebras. Los tejedores sujetaban entonces el hilo en un marco de madera llamado telar. Durante miles de años, se utilizó este procedimiento, pero el tejido era lento de fabricar, no muy resistente y de consistencia desigual.

El principal problema de la producción de algodón era la lenta y tediosa retirada de las semillas de las fibras del algodón, proceso que se dio en llamar desmotado. A finales del siglo XVIII, el estadounidense Eli Whitney resolvió este problema inventando la desmotadora mecánica de algodón, una máquina que hacía pasar unas piezas metálicas por el algodón que retiraban los desechos.

La desmotadora de algodón tuvo una gran repercusión en la época de esclavitud en Estados Unidos. El pretexto principal de la esclavitud en América fue la necesidad de mano de obra para las plantaciones de azúcar en el Caribe y el sur de Estados Unidos. A principios del siglo XIX, la esclavitud en Estados Unidos se encontraba en declive. El cultivo de remolacha azucarera en Europa redujo el mercado de azúcar en América y condujo a una disminución de la demanda de trabajo de esclavos. Sin embargo, con la desmotadora de algodón, las plantaciones sureñas se centraron progresivamente en el algodón y la gran necesidad de mano de obra dio lugar a una mayor demanda de esclavos. Hacia 1820, el algodón ya había sobrepasado a la caña de azúcar y al tabaco como cultivo principal en el sur de Estados Unidos. Después de la abolición de la esclavitud, las plantaciones de algodón disminuyeron hasta que el progreso industrial revitalizó su producción.

En Gran Bretaña y Estados Unidos, la industria textil y la industria del algodón estuvieron además vinculadas a una dilatada explotación infantil. En 1769, un ciudadano inglés llamado Richard Arkwright patentó una máquina hiladora que fabricaba 128 hebras de hilo uniforme a la vez, y para ponerla en marcha sólo eran precisas unas pocas personas, que no necesitaban estar cualificadas. Sin embargo, debido a que su hiladora se hizo mayor y más compleja, Arkwright reorganizó la producción para aumentar el número de trabajadores no cualificados, que repetían una y otra vez la misma tarea. Desgraciadamente, muchos de estos trabajadores eran niños, comenzando así el uso masivo de mano de obra infantil, que continuó en Gran Bretaña hasta bien entrado el siglo XIX, y que Charles Dickens vívidamente ilustró y condenó en sus novelas. En Estados Unidos, la explotación infantil perduró hasta principios del siglo XX.



**Explotación infantil.** Durante el siglo XIX, Gran Bretaña y Estados Unidos recurrieron abusivamente al trabajo infantil para fabricar productos de algodón, una práctica que se mantuvo en Estados Unidos hasta comienzos del siglo XX. La imagen recoge a un niño trabajando en una fábrica de algodón de Nueva Inglaterra.

una capa externa a la pared celular compuesta por cera y por una sustancia grasa llamada cutina, que contribuye a limitar la pérdida de agua. Ocasionalmente, las plantas resistentes a la sequía producen grandes cantidades de cera, que puede ser esencial para la capacidad de supervivencia y floración del vegetal en cuestión, en regiones proclives a la sequía y al viento. El tejido dérmico primario de la parte superficial del vegetal también contiene poros, que pueden abrirse para permitir el intercambio de gases y cerrarse para evitar la pérdida de agua (Capítulo 4).

## El tejido vascular conduce agua, minerales y nutrientes

El **sistema de tejido vascular** (un sistema de tejido continuo que conduce agua, minerales y nutrientes) está formado por dos tejidos complejos: xilema y floema. El **xilema** transporta agua y nutrientes minerales desde la raíz hasta el resto del vegetal. El **floema** transporta azúcares y otros nutrientes orgánicos desde las hojas hasta el resto del vegetal. En otras palabras, el floema transporta los alimentos resultantes de la fotosíntesis. La suma de lo que transportan el xilema y el floema se conoce como **savia**. En el Capítulo 4 veremos cómo se organizan el xilema y el floema en haces y otras estructuras.

### *Xilema: tejido conductor de agua*

El xilema de todas las plantas vasculares contiene **traqueidas**, que son células largas que se estrechan en los extremos (Figura 3.5). Las traqueidas fueron las primeras células conductoras de agua en las plantas vasculares y son el único tipo de células conductoras de agua en los helechos, Coníferas, así como de las plantas vasculares sin flores en general. La mayoría de los botánicos creen que las traqueidas se derivan únicamente de células meristemáticas, pero otros consideran que son un tipo muy diferenciado de esclerénquima. Al igual que las células del esclerénquima, las traqueidas mueren al alcanzar la madurez, y de ellas sólo queda la pared celular. La gruesa pared secundaria de una traqueida rodea el espacio que previamente ocupó el contenido de la célula viva.

Las traqueidas se alinean unas con otras para formar un sistema continuo de conducción de agua. La pared celular secundaria de una traqueida presenta unas regiones más finas denominadas **punteaduras**, en las que sólo existe pared primaria. Las punteaduras de traqueidas adyacentes están normalmente alineadas, lo que permite que el agua y los minerales fluyan de una traqueida a otra que esté por encima, por debajo o al lado de la misma. En algunos vegetales, las punteaduras están rodeadas por unas protuberancias en la pared celular secundaria, que refuerzan la apertura y también la hacen más estrecha, aminorando así el flujo. La Figura 3.6 muestra cómo la membrana de la punteadura, que consiste en la pared celular primaria porosa y la delgada laminilla media, regula el fluido a través de las punteaduras areoladas. En las

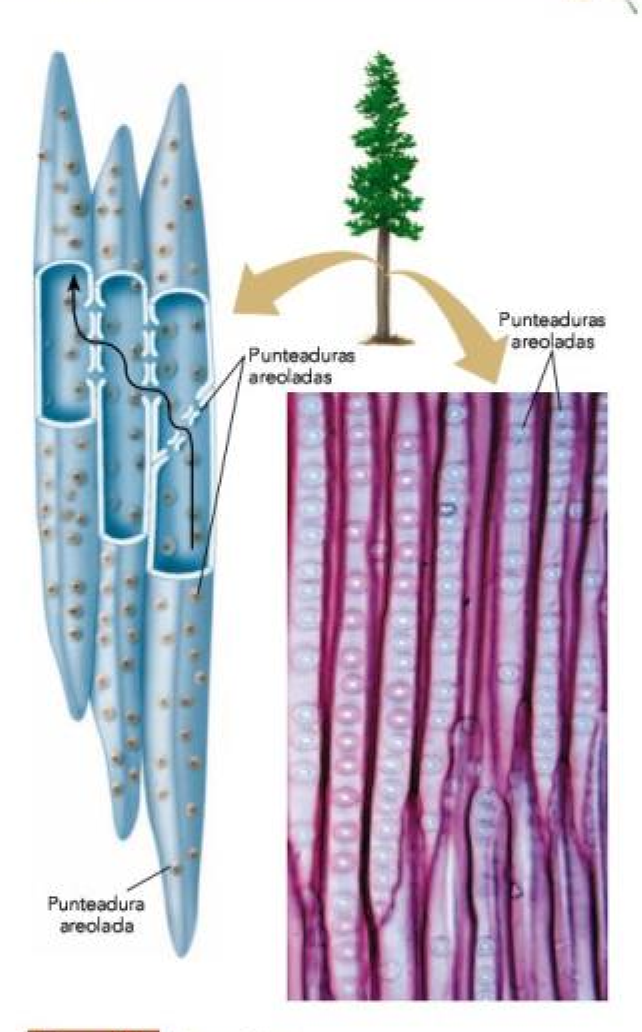
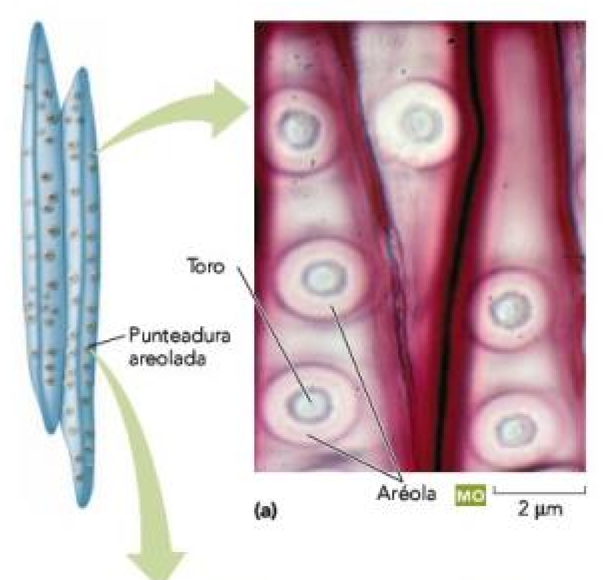



**Figura 3.5. Traqueidas.**
En la mayoría de las plantas sin flores, como las Coníferas, las células conductoras presentes en el xilema son las traqueidas. Algunas plantas con flores producen un tejido conductor sólo a base de traqueidas, pero la mayoría constan de tejidos formados por traqueidas y vasos. Las traqueidas se disponen en grupos, y sus punteaduras permiten el movimiento de agua y minerales de una traqueida a otra.



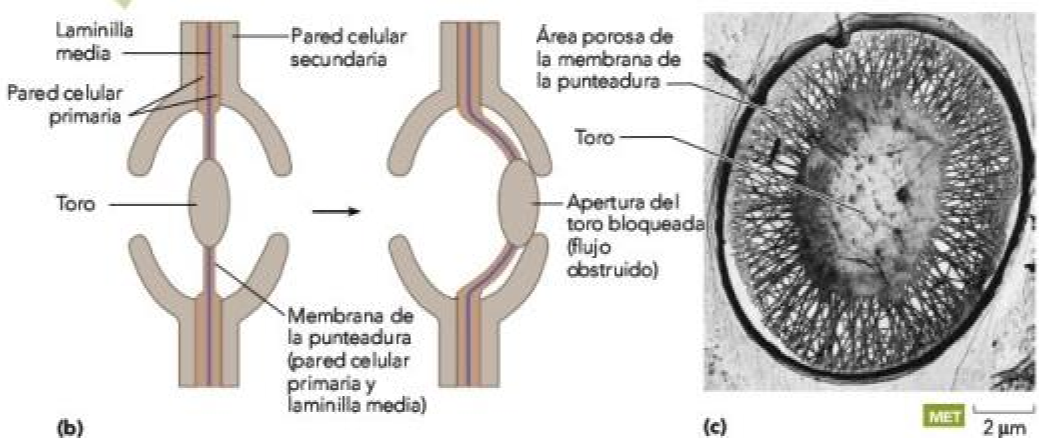




**Figura 3.6. Las punteaduras son cavidades huecas en la pared celular secundaria**

Además de las punteaduras normales, muchos vegetales poseen punteaduras areoladas, en las cuales los engrosamientos de la pared celular secundaria hacen que la apertura se estreche. **(a)** En las Coníferas y en algunas Angiospermas primitivas, las punteaduras areoladas presentan un área más gruesa en el centro de la membrana de la punteadura, denominada *toro*, que actúa como una válvula que controla el flujo de agua y minerales entre las células. Cuando el toro está en el centro, no se obstruye el flujo, pero cuando la membrana de la punteadura se desplaza hacia un lado, el toro bloquea la apertura. **(b)** Este dibujo muestra el toro y la delgada área que rodea la membrana de la punteadura, tal y como se percibe a través de la apertura. Como podemos observar, el agua y los minerales pueden pasar con facilidad a través de las áreas porosas de la membrana de la punteadura. **(c)** Esta micrografía muestra una punteadura areolada, vista desde la perspectiva de la apertura.

Coníferas y algunas Angiospermas primitivas, existe un área más gruesa en la mitad de la membrana de la punteadura que se denomina toro y que actúa como una válvula. Si la membrana se desplaza hacia un lado, el toro bloquea la apertura de la punteadura para aminorar el flujo.

Además de las traqueidas, el xilema de la mayoría de las plantas con flores y de unas pocas Gimnospermas contiene otras células conductoras del agua llamadas **elementos de los vasos**, que transportan agua y minerales más rápido que las traqueidas (Figura 3.7). La mayoría de botánicos cree que los elementos de los vasos se derivan únicamente de células meristemáticas, pero otros creen que son un tipo de esclerénquima marcadamente diferenciado. Al igual que las traqueidas, los elementos de los vasos mueren en su madurez, y la pared celular forma entonces tubos huecos. Sin embargo, son generalmente más amplios, más cortos y menos estrechos que las traqueidas. Tienen el mayor diámetro de todas las células conductoras (hasta 100 µm, en comparación con los 10 µm de las traqueidas) y pueden transportar una cantidad de agua y minerales 100 veces superior que las traqueidas. Los elementos vasculares pierden algo o gran parte de su pared celular en cada extremo, dejando unas placas de perforación que permiten que el agua fluya a la vez que confieren sostén. De este modo, los elementos de los vasos se unen para formar un conducto continuo o **vaso**. Los elementos de los vasos también poseen punteaduras, que permiten un flujo lateral de vaso a vaso.

Los elementos de los vasos transportan con mayor rapidez el agua y los minerales, pero también pueden suponer un peligro para el vegetal, en comparación con las traquei-

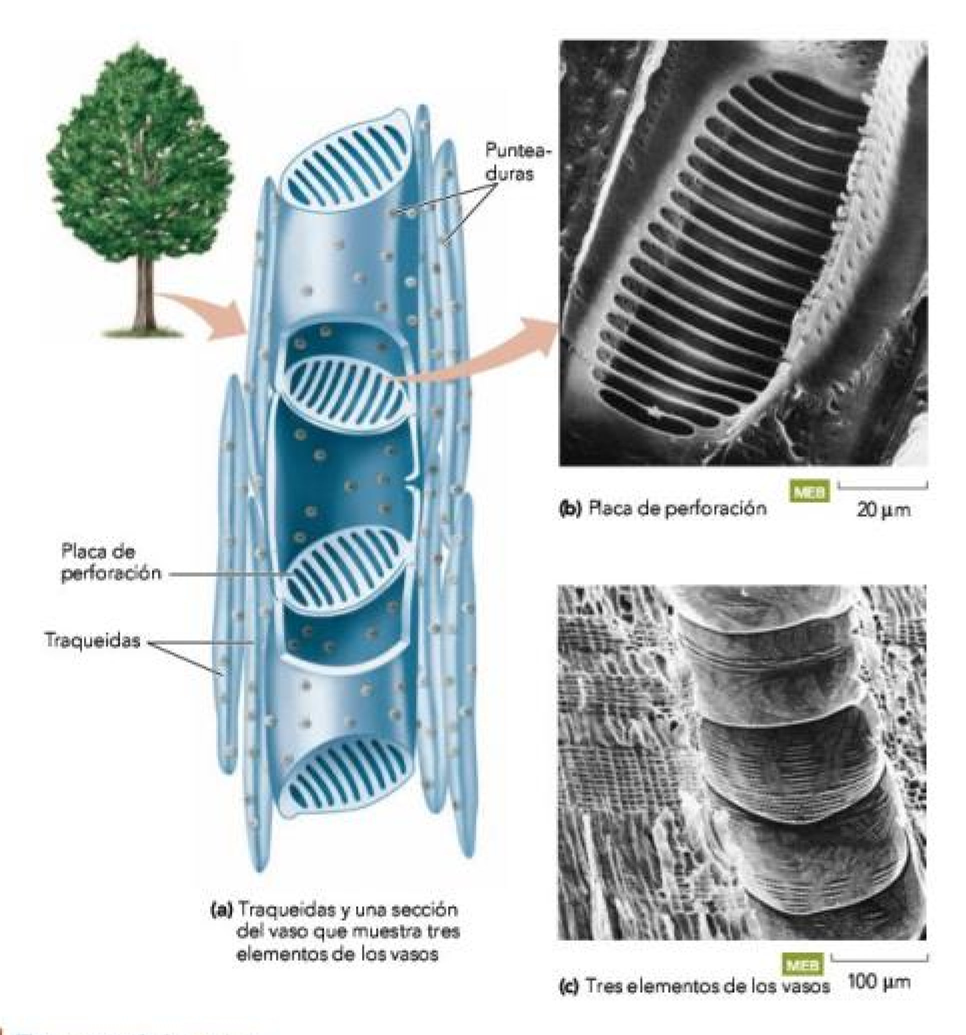



**Figura 3.7. Elementos de los vasos.**
Los elementos de los vasos se encuentran en la mayoría de las plantas con flores y en algunas Gimnospermas. Son células grandes con pared celular secundaria que están unidas unas a otras formando vasos. Como podemos observar, los elementos de los vasos son más anchos que las traqueidas adyacentes. De hecho, pueden tener un diámetro diez veces mayor que el de las traqueidas. En los vasos, las paredes de los extremos están incompletas, y están compuestas de un material de la pared secundaria llamado *placa de perforación*, que permite el flujo de agua a la vez que proporciona sostén al vaso.

das. Si se forma una burbuja de aire en una sola traqueida, el flujo de agua se interrumpe únicamente en esa célula y el movimiento general de agua apenas se ralentiza. Al moverse a través de las traqueidas, el agua se adhiere a la pared de una célula relativamente pequeña, luego hay una menor posibilidad de que el flujo se vea interrumpido y probablemente se verá afectada una sola traqueida. Sin embargo, en un vaso, la pared secundaria de los elementos vasculares no aguanta tan bien la columna de agua, porque esta pared es más ancha y favorece la formación de burbujas de aire. Si un solo elemento vascular se bloquea por una burbuja de aire, todo el vaso puede dejar de conducir agua. Asimismo, un vaso es más vulnerable a una congelación, porque los cristales de hielo formados en un solo elemento vascular bloquearán el flujo vascular por completo, mientras que en las traqueidas el hielo ha de formarse por separado en cada una de ellas.

La estructura celular de las traqueidas y de los elementos de los vasos mejora tanto el sostén como la conducción. La rígida pared secundaria proporciona un mejor sostén, mientras que la estructura hueca y la pared perforada facilitan el transporte.

## *Floema: tejido conductor de alimentos*

En las plantas vasculares, existen otros tipos de células especializadas que forman el llamado floema, que transporta alimentos. El floema de las plantas con flores consiste en células denominadas **elementos de los tubos cribosos**, también conocidos como *miembros de los tubos cribosos* (Figura 3.8). A diferencia de las traqueidas y de los elementos de los vasos, los elementos de los tubos cribosos permanecen vivos y activos en su madurez. Agrupados extremo con extremo para formar el **tubo criboso**, conducen los nutrientes orgánicos desde las hojas hasta otras partes del vegetal. La mayoría de los botánicos cree que los elementos de los tubos cribosos se derivan únicamente de células meristemáticas, pero otros creen que son un tipo de parénquima marcadamente diferenciado.

Un rasgo distintivo de los elementos de los tubos cribosos es la presencia de una **placa cribosa**, que es una pared celular con poros que bordean la membrana y permiten que los materiales pasen de una célula a otra sin cruzar la membrana plasmática y la pared celular. Los elementos de los tubos cribosos forman una conexión citoplasmática continua a lo largo de todo el vegetal. Otro rasgo característico de estos elementos es que en su madurez carecen de núcleo, y dependen por eso de células adyacentes. La **célula anexa** posee núcleo, y en consecuencia puede suministrar proteínas a los elementos de los tubos cribosos.

Cuando están dañados o son perturbados, los elementos de los tubos cribosos forman una molécula de carbohidratos denominada **calosa** en cada placa cribosa, alrededor de los componentes de la pared celular. Entretanto, los poros de las placas cribosas pueden ser obstruidos por una sustancia llamada proteína P (la *P* procede del término inglés para floema, *phloem*), que puede prevenir la pérdida del contenido celular en respuesta a una lesión.

En las plantas sin flores, como los helechos o las Coníferas, el floema consta de un tipo de célula conductora más primitiva, denominada **célula cribosa.** Al agruparse en filas, estas células funcionan de manera muy parecida

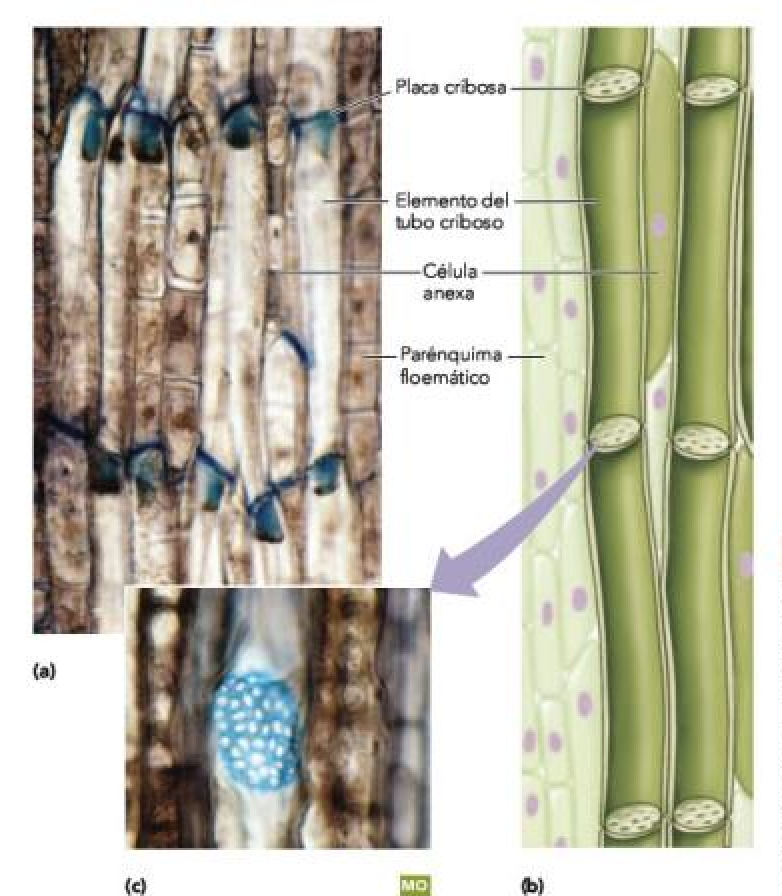



**Figura 3.8. Elementos de los tubos cribosos.** En las plantas con flores, las células que conducen los nutrientes reciben el nombre de *elementos de los tubos cribosos.* Cada elemento cuenta con una célula anexa no conductora asociada, que se origina a partir de la misma célula parenquimática que éste. La célula anexa proporciona proteínas al elemento del tubo criboso. **(a)** Esta micrografía óptica muestra los elementos de los tubos cribosos y sus células anexas. **(b)** Este diagrama representa los elementos de los tubos cribosos agrupados, con las células anexas y el parénquima floemático. **(c)** Micrografía óptica de una placa cribosa.

a los elementos de los tubos cribosos, pero los extremos de éstas carecen de placa cribosa y se solapan, en lugar de formar tubos continuos. Esta diferencia equivaldría a la existente entre la superposición de las traqueidas y el tubo continuo que forman los elementos de los vasos. Al igual que los elementos de los tubos cribosos, las células cribosas carecen de núcleo cuando alcanzan la madurez. Cada célula cribosa posee una célula albuminosa asociada que tiene núcleo, y parece tener la misma función que la célula anexa con respecto al elemento del tubo criboso.

Las células conductoras de alimentos, y las que las asisten, no son los únicos componentes del tejido floemático. Además, el floema contiene parénquima y fibras.

### El tejido fundamental suele originarse entre el tejido dérmico y el tejido vascular

El **tejido fundamental**, también llamado *sistema de tejido fundamental*, consiste en el resto de tejido que no es vascular ni dérmico. Incluye tres tejidos simples: parénquima (predominante), colénquima y esclerénquima. Las células del tejido fundamental suelen hacerse cargo de la fotosíntesis, así como de almacenar nutrientes. Por ejemplo, las partes fotosintéticas de un vegetal están formadas principalmente por tejido parenquimático y son parte del tejido fundamental.

El sistema de tejido fundamental también rellena el espacio que no ocupa el tejido dérmico o el vascular, y en este caso se le da el nombre de **córtex**. Sin embargo, en ocasiones aparece también en el interior del tejido vascular, y en este caso se le llama **médula**.

La Tabla 3.1 resume los principales tipos de tejidos y células. Como veremos en el capítulo siguiente, la distribución de los tejidos fundamental y vascular puede variar, dependiendo del tipo o parte del vegetal.

### Repaso de la sección

1. **¿Cómo protege el tejido dérmico a un vegetal?**
2. **¿Cuáles son los dos tejidos complejos que forman el sistema vascular? ¿En qué se diferencian?**
3. **¿Cuál es la función del sistema de tejido fundamental?**

## Introducción a los órganos de una planta vascular

Los tejidos simples y los compuestos forman unas estructuras denominadas *órganos*. Un **órgano** consiste en varios tipos de tejido adaptados en conjunto para llevar a cabo funciones específicas. Las plantas vasculares tienen tres tipos de órganos: el tallo, las hojas y la raíz. Los Briófitos y algunas plantas sin semillas presentan estructuras similares llamadas caulidio, filidio y rizoide, pero no se consideran tallos, hojas o raíces verdaderos.

La lista de órganos vegetales es mucho más corta que la lista de órganos animales. Mientras que algunos botánicos incluyen estructuras reproductoras como las semillas, piñas y flores en la categoría de órganos, la mayoría reserva este término únicamente para el tallo, las hojas y la raíz. En el Capítulo 6 se estudiarán las diferentes estructuras reproductoras. En este que nos ocupa, analizaremos brevemente las funciones generales del tallo, las hojas y la raíz, pues una explicación más detallada nos aguarda en los Capítulos 4 y 5.

### El tallo dispone las hojas para optimizar la fotosíntesis

Un **tallo** es cualquier parte del vegetal que sostiene hojas o estructuras reproductoras. Los tallos pueden variar en tamaño, desde el delgado tallo que sujeta una pequeña flor, hasta un gran tronco de árbol de varios metros de diámetro y decenas de metros de altura. En las plantas leñosas, lo que llamamos comúnmente *ramas* son en realidad tallos más cortos unidos a un tallo más largo. Salvando las diferencias de tamaño, todos los tallos disponen las hojas en la mejor posición para realizar la fotosíntesis. Las hojas son los capturadores de luz solar y los productores de alimentos del mundo vegetal, y los tallos contribuyen a que éstas cumplan sus objetivos con éxito, no sólo proporcionándoles sostén, sino también vías entre las hojas y la raíz para el transporte de agua, minerales y comida. Además, la gran altura de muchos tallos puede contribuir a proteger las hojas de las peligrosas intenciones de muchos depredadores. Los tallos de las plantas leñosas desarrollan una corteza para protegerse de los depredadores y de las agresiones físicas.

### Las hojas participan en la fotosíntesis y en la transpiración

Las plantas más primitivas eran sistemas de tallos fotosintéticos carentes de hojas. Con el paso del tiempo, los tallos planos de estos vegetales crecieron unidos, convirtiéndose en estructuras continuas que hoy conocemos con el nombre de hojas. La **hoja** es el órgano fotosintético prin-

**Tabla 3.1. Sistemas de tejidos, tejidos y tipos de células**

| Sistema de tejido | Tejido | Tipo de célula | Localización del tipo de célula | Principales funciones de los tipos de célula |
|---|---|---|---|---|
| **Dérmico** | Epidermis | Parénquima y parénquima modificado | Capas externas de células en todo el vegetal primario | Protección: prevención de pérdida de agua |
| | Peridermis | Corcho y parénquima | Capas externas de células en toda la planta leñosa | Protección |
| **Fundamental** | Parénquima | Parénquima | En todo el vegetal | Fotosíntesis; reserva de alimentos |
| | Colénquima | Colénquima | Bajo la epidermis del tallo; cerca del tejido vascular; a lo largo de los nervios en algunas hojas | Sostén flexible en el cuerpo vegetal primario |
| | Esclerénquima | Fibra | En todo el vegetal | Sostén rígido |
| | | Esclereida | En todo el vegetal | Sostén rígido y protección |
| **Vascular** | Xilema | Traqueida | Xilema de las Angiospermas y Gimnospermas | Conducción de agua y minerales disueltos; sostén |
| | | Elemento vascular | Xilema de las Angiospermas y unas pocas Gimnospermas | Conducción de agua y minerales disueltos; sostén |
| | Floema | Elemento del tubo criboso | Floema de las Angiospermas | Conducción de nutrientes y otras moléculas orgánicas |
| | | Célula anexa | Floema de las Angiospermas | Sostén metabólico para los elementos de los tubos cribosos |
| | | Célula cribosa | Floema de las Gimnospermas | Conducción de nutrientes y otras moléculas orgánicas |
| | | Célula albuminosa | Floema de las Gimnospermas | Sostén metabólico para las células cribosas |

cipal de los vegetales modernos. No en vano, cualquier observador ocasional diría que muchas plantas parecen estar compuestos especialmente de hojas.

Al igual que sucede con los órganos de cualquier organismo, la estructura de las hojas está íntimamente relacionada con su función. Puesto que la fotosíntesis es su función primaria, una hoja suele ser plana con el fin de maximizar la superficie de área expuesta a la luz solar. Con todo, en algunos casos, las hojas presentan otras funciones más importantes. Por ejemplo, en el desierto, la retención de agua conlleva la adaptación de las hojas de cactus, que se ha desarrollado hasta convertirse en finas púas que pierden menos agua durante la evaporación. En un cactus, la mayor parte de la fotosíntesis tiene lugar en el tallo grueso, que además almacena agua (Figura 3.9).

Las hojas actúan como una extensión del tejido vascular del vegetal gracias a sus nervios, que contienen xilema y floema. Un característico y bello modelo de nervios distingue las hojas de cada especie vegetal. Los nervios reciben agua y minerales del tallo a la vez que transportan alimentos hasta el mismo.

Las hojas no sólo conducen agua, sino que también proveen la mayor parte de la presión que impulsa el agua a través del cuerpo vegetal. Parte de la presión es un «empuje» que parte desde la raíz, pero, en la mayoría de los vegetales, la fuerza principal que mueve el agua es un «ti-



**Figura 3.9.** Tallo del cactus y adaptación de las hojas. El tallo y las hojas del cactus se adaptan muy bien al clima árido y seco del desierto. El grueso tallo almacena agua, mientras que la pequeña superficie de las delgadas espinas (hojas) pierde menos agua por evaporación.

rón» que parte desde las hojas. Este tirón se debe a la pérdida de agua a través de los poros de las hojas, un proceso denominado **transpiración**. Esta evaporación de agua en un vegetal atrae el agua y los nutrientes minerales desde la raíz hasta las hojas. La química del agua contribuye a explicar cómo la transpiración impulsa grandes cantidades de agua a través del vegetal (Capítulo 10).

### La raíz ancla el vegetal al tiempo que absorbe agua y minerales

La **raíz** tiene dos cometidos principales: anclar el vegetal en el suelo y absorber agua y minerales. La absorción sólo se produce cerca de la punta de la raíz, a través de unos tricomas que se denominan **pelos radicales**, y que son diminutas extensiones de las células dérmicas radiculares que incrementan sobremanera el área de superficie de la raíz (Figura 3.10). Incluso en árboles de gran tamaño, la mayor parte de la raíz simplemente sirve para hacer llegar los pelos radiculares a las regiones del suelo donde puedan recoger humedad y nutrientes. Además de anclar y absorber, muchas raíces almacenan alimentos para la planta. Algunas, como las zanahorias y los boniatos, son también alimentos importantes para el ser humano. Aunque la raíz suele almacenar alimentos, en realidad no los produce. La raíz no es fotosintética y, en consecuencia, generalmente crece alejada de la luz.

Como ya hemos visto, el sistema de tejido vascular es continuo entre la raíz, el tallo y las hojas, y los tres órganos dependen unos de los otros. La raíz necesita los azúcares y nutrientes orgánicos que las hojas producen, mientras que el tallo y las hojas necesitan el agua y los minerales que la raíz obtiene. El xilema transporta el agua y los minerales desde la raíz, mientras que el floema transporta los alimentos desde las hojas hasta el resto del vegetal. En los dos siguientes capítulos, veremos las diferencias estructurales entre el xilema y el floema en la raíz y en el tallo.

### Repaso de la sección

1. **Describe la función del tallo.**
2. **¿Cuáles son las dos funciones principales de las hojas?**
3. **Explica de qué manera están interrelacionados los tejidos vasculares de la raíz, el tallo y las hojas.**

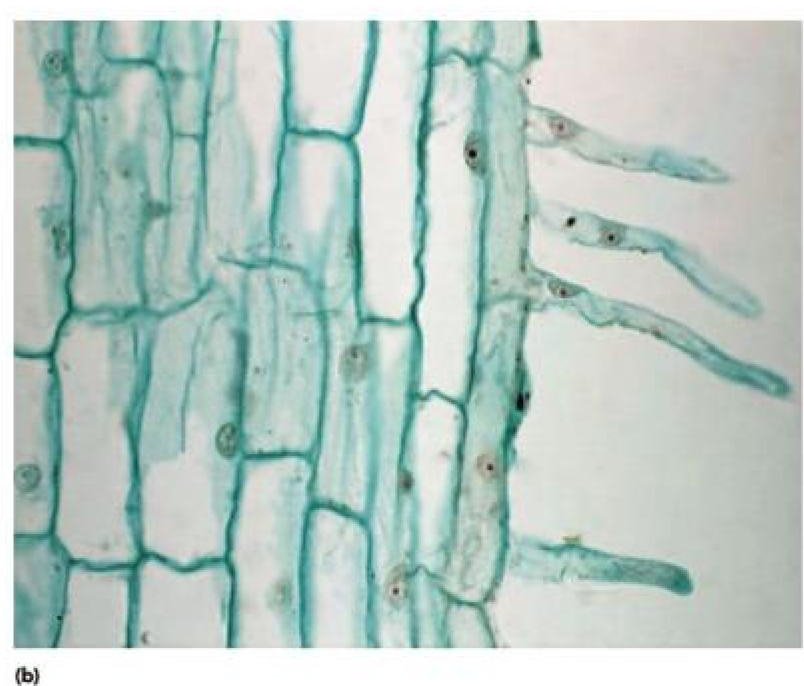
## Introducción al crecimiento y desarrollo de los vegetales

En cada grado estructural, desde la célula al tejido y al órgano, un vegetal es un organismo complejo y dinámico. Como sabemos, las plantas y otros organismos pluricelulares se desarrollan a partir de una sola célula, que da lugar a un número de células que se dividen, se alargan y se especializan en diferentes funciones. Para observar a grandes rasgos cómo crece un vegetal común, examinaremos una semilla vegetal, que constituye alrededor del 90% de todos los vegetales vivos. Como recordaremos, las plantas con semillas son las Gimnospermas y las Angiospermas. En las Gimnospermas (plantas con «semillas desnudas», como las Coníferas), normalmente las semillas se encuentran expuestas en las piñas. En las Angiospermas (plantas con «semillas en un recipiente»), las semillas se encuentran contenidas en los frutos. La inmensa mayoría de las plantas con semillas son Angiospermas o plantas con flores.

El cuerpo de un vegetal común se puede dividir en dos sistemas de conexión: sistema radical y sistema del vástago. El **sistema radical** consiste en el conjunto de raíces generalmente subterráneas. El **sistema del vástago** consiste en todos los tallos, hojas y estructuras reproductoras superficiales. Un **vástago** es cualquier tallo individual y sus hojas, así como cualquier estructura reproductora



(a)



(b)

**Figura 3.10** Pelos radicales.

Los pelos radicales se encuentran a un centímetro de la punta de la raíz, justo por encima de la región de elongación celular. Están especializados en absorber el agua y los iones que el vegetal necesita. (**a**) Pelos radicales en una plántula de rábano. (**b**) Esta micrografía proporciona una vista detallada de los pelos radicales.

que se extienda desde el tallo, como las flores. Un vástago que tiene hojas, pero carece de estructuras reproductoras, se denomina *vástago vegetativo*. En este apartado, estudiaremos brevemente la forma en que se desarrollan el tallo, las hojas y la raíz de una típica planta con semillas, comenzando por el embrión que se forma en el interior de la semilla. En el Capítulo 11 veremos con detalle los primeros pasos en el desarrollo de un vegetal.

## El embrión da lugar al tallo, hojas y raíz de una planta con semillas adulta

Una planta con semillas se origina como un huevo fecundado o cigoto, que se convierte en un embrión inserto en una semilla. Un típico embrión de una planta con semillas presenta los siguientes «órganos» embrionarios que se convierten en la raíz y el vástago (Figura 3.11):

- Una o más «hojas embrionarias» llamadas **cotiledones**, que son normalmente la parte más grande y visible del embrión. Las semillas de las plantas con flores tienen uno o dos cotiledones. Las semillas de las Gimnospermas poseen dos o más cotiledones. En muchos vegetales, los cotiledones almacenan nutrientes para la semilla germinante, y pueden por ello aparecer hinchados o «carnosos».
- Una «raíz» embrionaria llamada **radícula** (del latín *radix*, significa «raíz») que siempre aparece prominente.
- Un «vástago» embrionario denominado **plúmula** (del latín *plumula*, significa «pluma suave»), y que apenas se desarrolla. La plúmula da lugar al **epicótilo**, una porción del «tallo» embrionario localizada por encima del cotiledón, de ahí su nombre. En algunas semillas, la plúmula no se puede distinguir, mientras que en otras es una estructura distintiva. La plúmula se convierte en un epicótilo a medida que la semilla brota.
- Una porción del «tallo» embrionario denominada **hipocótilo,** que está situado por debajo del cotiledón y sobre la radícula, y puede ser corta o larga.

En las plantas con flores, el embrión está rodeado de un tejido de reserva llamado **endospermo**, que se rompe para proporcionar alimentos al embrión en desarrollo. En ocasiones, el endospermo también proporciona nutrientes a la semilla que brota.

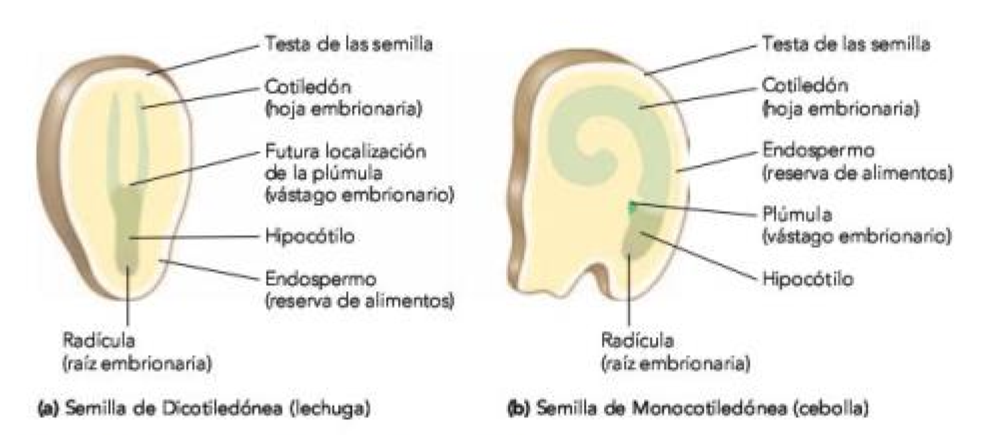



**Figura 3.11.** **Semillas de Monocotiledóneas y Dicotiledóneas.**
El vástago embrionario (plúmula), la raíz embrionaria (radícula) y las hojas embrionarias (cotiledones) se distinguen con claridad en el embrión. Las semillas de las Gimnospermas poseen una estructura parecida a la de las Dicotiledóneas, pero pueden guardar más cotiledones.

La semilla puede permanecer en estado de dormancia durante un tiempo antes de la **germinación**, que es el proceso de brotación. Algunas condiciones medioambientales, como la temperatura, la luz o el agua pueden activar la germinación, desencadenando la producción de **hormonas** (del griego *hormon*, que significa «despertar»), que son los compuestos orgánicos responsables de las respuestas de desarrollo o crecimiento de la célula en cuestión. La germinación tiene lugar cuando la radícula rompe las capas externas de la semilla. Una vez en el suelo, la radícula empieza a absorber agua y nutrientes minerales, y comienza el proceso de formación de la plántula. Los cotiledones, y ocasionalmente el endospermo, contienen reservas de energía y bloques de construcción orgánicos en forma de almidón, proteínas y lípidos. Estas macromoléculas se rompen para nutrir la semilla germinante hasta que la plúmula comienza a realizar la fotosíntesis. Durante la germinación, la semilla depende a menudo de los alimentos almacenados en los cotiledones. Finalmente, estas hojas embrionarias de semilla se marchitan y caen de la plántula, la cual pasa a depender de la fotosíntesis y de los minerales del suelo para su nutrición.

En las plantas con flores, la germinación da lugar a diferentes tipos de plántulas, dependiendo del número de cotiledones y de la longitud del hipocótilo. De hecho, las plantas con flores se han clasificado tradicionalmente en dos tipos principales: Monocotiledóneas y Dicotiledóneas, en parte por el número de cotiledones presentes en sus embriones. Las **Monocotiledóneas** son plantas con flores que tienen un solo cotiledón, como por ejemplo, las orquídeas, lirios, palmeras, cebollas y plantas miembros de la familia de las Gramíneas, como el maíz, el arroz y el trigo. Las **Dicotiledóneas** son plantas con flores que tienen dos cotiledones. La mayoría de las plantas con flores, especialmente las más grandes, son Dicotiledóneas. Entre las Dicotiledóneas se encuentran las judías, guisantes, girasoles, rosas y robles. En el Capítulo 4, veremos las diferencias en la estructura de la raíz, tallo y hojas de las Monocotiledóneas y las Dicotiledóneas adultas.

Recientes investigaciones de comparación del ADN han revelado que si bien las plantas que tradicionalmente se han dado en llamar *Dicotiledóneas* presentan una estructura similar, no todas están estrechamente relacionadas entre sí, luego, en términos evolutivos, no deberían considerarse un solo grupo. Sin embargo, la mayoría de ellas, que actualmente se conocen como **Eudicotiledóneas** («verdaderas» Dicotiledóneas), son un grupo único tanto evolutiva como estructuralmente. Puesto que la distinción tradicional entre Dicotiledóneas y Monocotiledóneas sigue siendo válida a la hora de describir las diferencias estructurales, seguiremos refiriéndonos a estos términos al comparar las diferencias estructurales de las plantas con flores.

## Los meristemos permiten que el vegetal continúe creciendo durante toda su vida

Como ya sabemos, el crecimiento de los vegetales difiere sobremanera del de los animales. La mayoría de los animales, incluyendo los mamíferos, presentan un crecimiento determinado (limitado). Cuando los animales crecen de pequeños a adultos, todas las partes de su cuerpo se hacen más grandes. En los humanos, el crecimiento

es continuo a lo largo del «estirón» adolescente, pero luego disminuye y generalmente cesa en la edad adulta. La división, crecimiento y diferenciación celulares siguen produciéndose para la sustitución celular habitual, la producción de glóbulos rojos y blancos, la cicatrización de heridas y la formación de óvulos y esperma, pero no para aumentar el tamaño de un animal ya adulto. Por ejemplo, los humanos podemos ganar o perder peso, o incluso envejecer, pero básicamente nuestro cuerpo no aumenta de tamaño ni cambia radicalmente en términos de proporción o de número de órganos.

En contrapartida, los meristemos permiten que el vegetal tenga potencialmente un crecimiento indeterminado o, lo que es lo mismo, la capacidad de un organismo para seguir creciendo mientras viva. Mediante la acción de los meristemos apicales en las puntas de la raíz y del vástago, la raíz y el tallo crecen en longitud y continúan apareciendo nuevas hojas (Figura 3.12). En las plantas leñosas, los meristemos laterales son los responsables del engrosamiento de la raíz y del tallo. Mientras que algunos vegetales crecen durante toda su vida, en muchos otros cesa el crecimiento cuando alcanzan un tamaño determinado genéticamente. Asimismo, cuando los meristemos apicales se convierten en meristemos florales, el vegetal en cuestión cesa de crecer.

Partiendo del desarrollo de un cigoto hasta que se convierte en un embrión, los meristemos producen células que resultan en los tres sistemas de tejido principales de una planta vascular: el sistema de tejido dérmico, el sistema de tejido vascular y el sistema de tejido fundamental. En este capítulo estudiaremos, grosso modo, los dos tipos principales de crecimiento: primario y secundario.

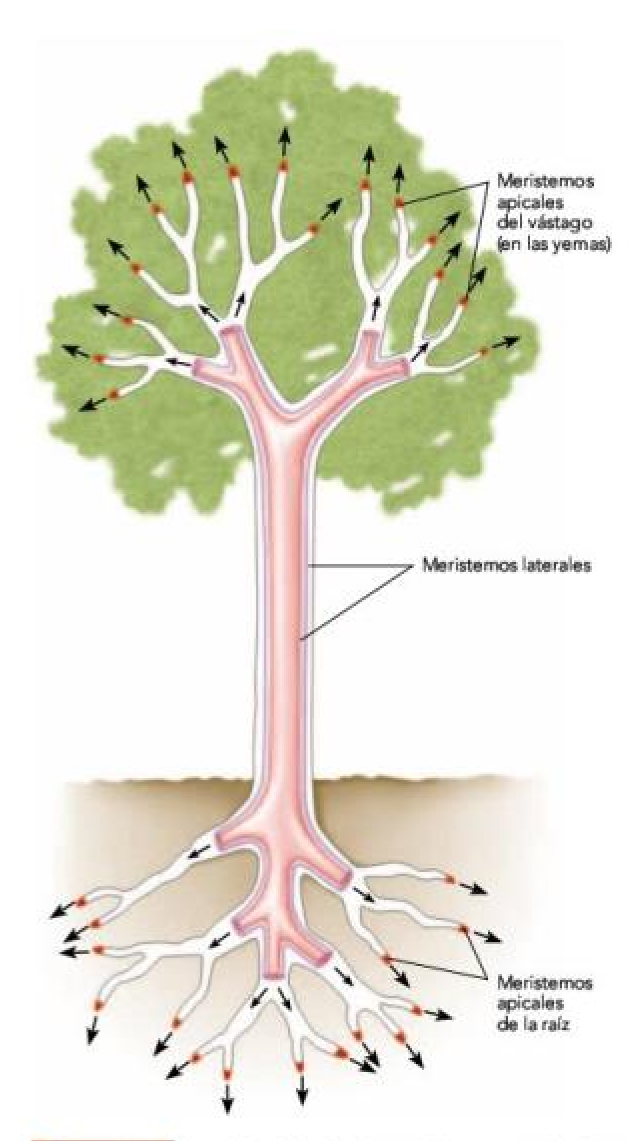



**Figura 3.12. Localización de los meristemos apicales y laterales.**

Un vegetal produce nuevas células en los meristemos mediante división celular, que al producirse en la punta del vástago y de la raíz entraña el crecimiento de ambos. Los meristemos laterales, responsables del crecimiento en grosor, son unos cilindros concéntricos presentes en el interior de los tallos leñosos y de las raíces leñosas.

## El meristemo apical promueve el crecimiento primario, que otorga longitud a la raíz y al vástago

El **crecimiento primario** es el crecimiento en longitud de la raíz y del vástago, que los meristemos apicales originan en la punta o **ápice** de los mismos. Estas células meristemáticas se organizan como **meristemos apicales** de la raíz y del vástago. En muchas plantas vasculares sin semillas, como los equisetos y algunos helechos, el meristemo apical consiste en una célula inicial que tiene forma de pirámide invertida y se divide repetidamente a lo largo de sus tres caras para producir tejido. En las plantas con semillas, un meristemo apical consiste en cerca de un centenar o varios de células iniciales que forman una cúpula microscópica de unos 0,1 mm de diámetro en la punta de la raíz o del tallo. Como resultado de las divisiones celulares en los meristemos apicales, y del consiguiente desarrollo y crecimiento celular, una plántula se convierte en un vegetal adulto. El cuerpo del vegetal producido por los meristemos apicales del vástago y de la raíz se denomina **cuerpo vegetal primario**.

Supongamos que atamos una cuerda alrededor del tallo de un vegetal joven. A medida que el vegetal crece, la cuerda permanecerá en el mismo lugar de la vertical del vegetal, pues el nuevo crecimiento del tallo solamente procede de los meristemos apicales de los vástagos en la punta de cada uno de éstos. Del mismo modo, el nuevo crecimiento de la raíz proviene solamente de los meristemos apicales de las raíces en la punta de cada una de éstas.

Mientras el sistema radical crece, el meristemo apical del vástago alarga el tallo y produce nuevas hojas en determinados puntos. Las hojas se originan como unos pequeños bultos llamados **primordios foliares** a los lados de cada meristemo apical (Figura 3.13). Un primordio es una estructura foliar en su fase de desarrollo temprana. Las diferentes especies vegetales varían en la forma y disposición de las hojas. Un delgado **pecíolo**, de aspecto parecido a un tallo, une la hoja con el tallo en un punto llamado **nudo**. Las secciones del tallo comprendidas entre las hojas reciben el nombre de **entrenudos**. En el ángulo superior o eje de cada nudo se forma una yema, donde el pecíolo se une al tallo. Cada una de estas yemas, conocida como **yema axilar**, consiste en un meristemo apical y primordios foliares. Cuando una yema axilar crezca, se convertirá en un nuevo vástago.

Una hormona llamada **auxina** que se produce en el meristemo apical o cerca del mismo suprime el crecimiento de las yemas axilares. Este fenómeno se conoce como **dominancia apical** (Figura 3.14). Si se daña o se retira el meristemo apical, las yemas axilares empiezan a crecer. Asimismo, se suelen desarrollar a medida que el meristemo apical crece y se aleja, y la concentración de

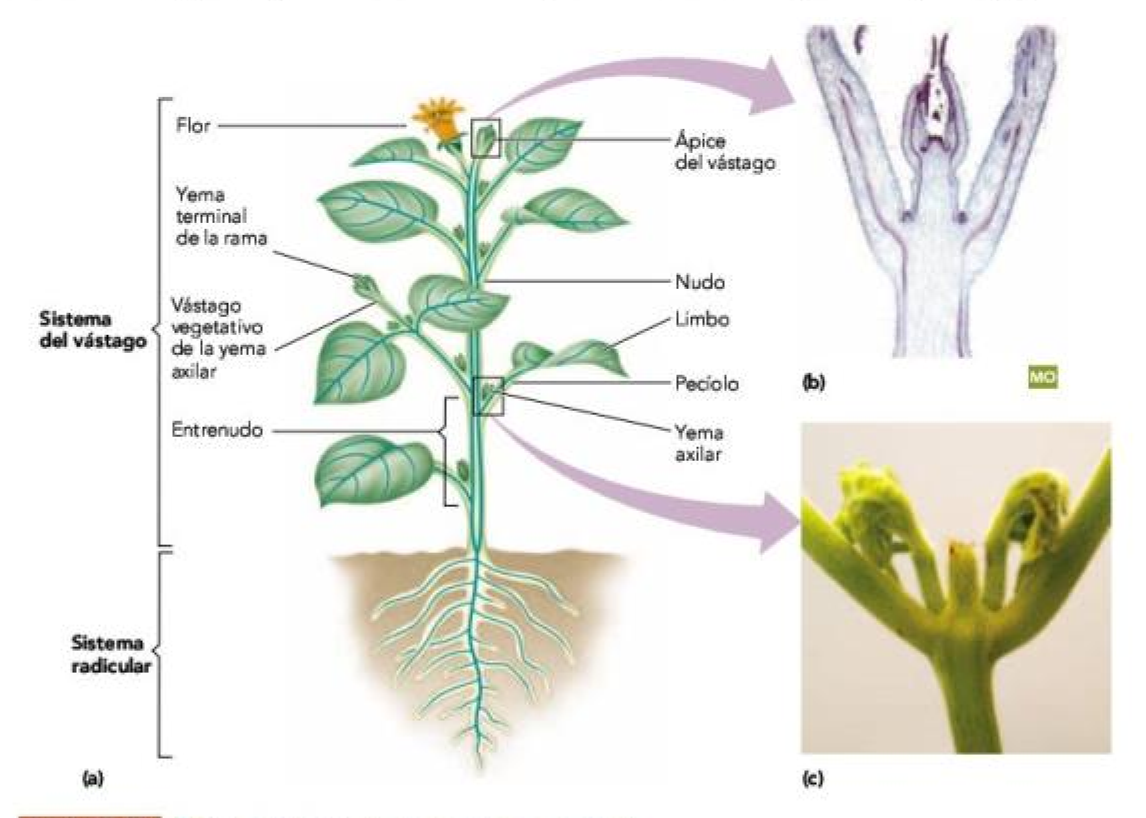



**Figura 3.13.** **Sistema del vástago de una planta con flores.**

(**a**) Las raíces y los vástagos están conectados por un sistema vascular continuo. El sistema de vástagos está compuesto por el tallo, las hojas, las flores y los frutos. Las hojas están unidas al tallo por medio de nudos, que a su vez están separados por los entrenudos. Los limbos expandidos de las hojas están unidos al tallo por los pecíolos. El sistema radicular de este vegetal posee una raíz columnar principal y raíces laterales. (**b**) Las hojas se originan en unas protuberancias que se forman a los lados del meristemo apical del vástago y que contienen células de rápida división. Las células se alargan para convertirse en el primordio foliar, y después en hojas a medida que el meristemo apical del vástago crece y se aleja de ellas. (**c**) Las ramas se forman a partir de las yemas axilares que hay en la superficie superior del ángulo que forman el pecíolo y el tallo.

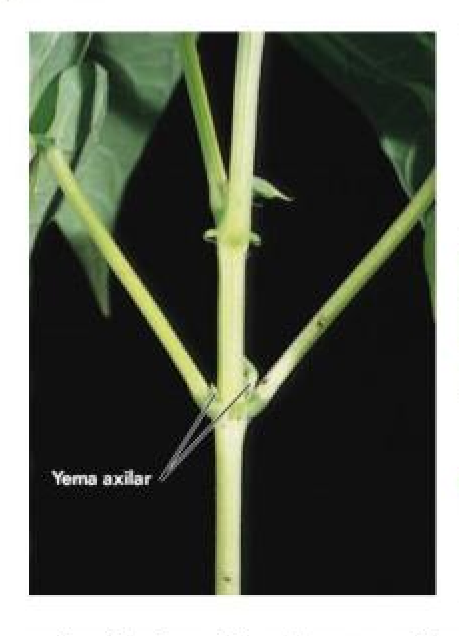






**Figura 3.14. Yemas axilares y dominancia apical.** La auxina producida por el ápice del vástago principal provoca la dormancia de las yemas axilares. Cuando se retira el ápice, cesa la producción de auxina y las yemas axilares comienzan a crecer. Las citoquininas originadas en la raíz también estimulan el crecimiento de las yemas axilares. Incluso, si se mantiene el meristemo apical, las yemas axilares más distantes del ápice del vástago empezarán a crecer debido a la disminución en la concentración de auxina.

auxina disminuye. Como las yemas axilares se convierten en ramas con sus propios meristemos apicales, un vegetal puede tener muchos meristemos apicales, dependiendo de la cantidad de ramas. Un meristemo apical puede cesar la producción de hojas y producir en su lugar piñas o flores.

El número y el crecimiento de yemas axilares determinan la forma final de la parte superficial de un vegetal. Por ejemplo, las ramas de un roble se extienden uniformemente en todas direcciones porque la actividad de sus meristemos apicales es paralela. Por el contrario, el meristemo apical de la parte superior de los abetos y piceas, que es la parte que solemos utilizar como árbol de Navidad, es mucho más activo que el de las otras ramas.

## Los botánicos investigan el modo en que los genes controlan la formación de un meristemo apical

Los meristemos apicales se desarrollan precozmente en la etapa cordiforme de la formación del embrión vegetal. La futura localización del meristemo radical se corresponde con el extremo del corazón, mientras que la futura localización del meristemo del vástago es una región celular muy pequeña situada entre las alas del corazón, las cuales constituyen los cotiledones. Al observar mutaciones en semillas germinantes y plántulas, los botánicos han identificado genes que dirigen la formación de los meristemos apicales y, por tanto, de las raíces y los vástagos en general. Los nombres que se han asignado a estos genes, como *espantapájaros*, *hobbit* o *pinocho*, hacen referencia a sus efectos sobre el crecimiento y, obviamente denotan el sentido del humor del botánico descubridor de los mismos.

Al observar el crecimiento de una plántula, los botánicos han descubierto que algunas mutaciones causan un incremento, reducción o ausencia tanto del tejido fundamental como del tejido vascular. Otras parecen controlar el ritmo al que se forman las células meristemáticas, produciendo meristemos apicales que son de 2 a 1.000 veces mayores que los meristemos normales o apicales que sólo funcionan durante un periodo de tiempo corto antes de desaparecer. Las mutaciones también pueden dar lugar a la ausencia de crecimiento en el vástago o en la raíz. Al estudiar estas mutaciones, los botánicos aprenden con mayor precisión la forma en que los genes dirigen el crecimiento primario de raíces y vástagos.

## El meristemo apical da origen al meristemo primario, el cual produce el tejido primario

Anteriormente nos hemos referido a los tipos básicos de células y sistemas de tejido vegetales. Ahora examinaremos brevemente la relación que éstos tienen con las regiones de división celular conocidas como **meristemos primarios**, que producen los tejidos del cuerpo vegetal primario (Figura 3.15). Los meristemos apicales de la raíz y del vástago dan lugar a los meristemos primarios conocidos como *protodermis*, *procámbium* y *meristemo funda-*

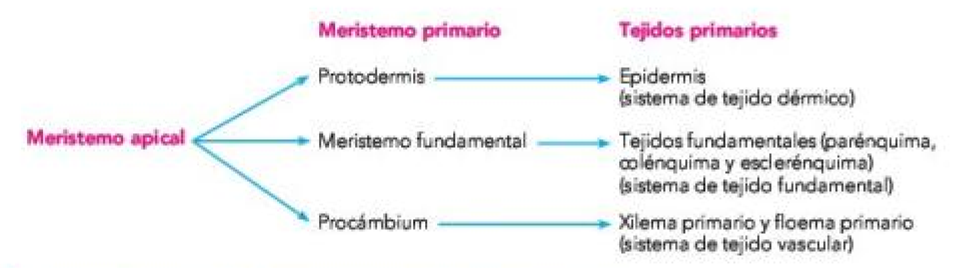



**Figura 3.15.** Aspectos generales de los meristemos y tejidos primarios.

*mental*. La **protodermis** produce el sistema de tejido dérmico primario o epidermis. El **procámbium** produce el sistema de tejido vascular primario, que consiste en el xilema y el floema. El **meristemo fundamental** produce el sistema de tejido fundamental, que corresponde a las partes del vegetal que no presentan ni tejido conductor ni tejido dérmico. Las células producidas por los meristemos primarios se alargan y se convierten en células diferenciadas que conforman el tejido primario. En el próximo capítulo veremos cómo los meristemos apicales y los primarios generan el nuevo crecimiento.

## El crecimiento secundario de los meristemos laterales proporciona un mayor grosor a la raíz y al tallo

Muchos de los vegetales que viven más de un período vegetativo son plantas leñosas, como los árboles y los arbustos. Lo que hace que estos vegetales sean leñosos es el desarrollo de los **meristemos laterales**, también conocidos como *meristemos secundarios*, que son los responsables del ensanchamiento del tallo y de la raíz (*véase* Figura 3.12). Los meristemos laterales son capas unicelulares de células meristemáticas que forman cilindros que se extienden a lo largo del tallo o de la raíz. En un principio, dichas células meristemáticas eran células del parénquima que se convirtieron en células meristemáticas no diferenciadas.

Cada meristemo lateral produce nuevo crecimiento tanto hacia el interior como hacia el exterior del cilindro, ensanchando así el tallo o la raíz. Este crecimiento en grosor producido por los meristemos laterales se denomina **crecimiento secundario**. El crecimiento secundario es típico de las Coníferas y otras Gimnospermas, así como de las Dicotiledóneas, pero es un crecimiento atípico en las Monocotiledóneas. En el Capítulo 5 veremos más detalladamente cómo los meristemos laterales producen el crecimiento secundario.

## Algunas plantas viven durante un período vegetativo, mientras que otros viven durante dos o más

Las plantas que poseen un crecimiento secundario significativo se conocen ordinariamente con el nombre de *plantas leñosas*, mientras que aquellas cuyo crecimiento secundario es escaso o inexistente reciben el nombre de plantas **herbáceas**. Las plantas leñosas, como los árboles y arbustos, al igual que las herbáceas, pueden vivir durante más de un período vegetativo. Sin embargo, aunque los meristemos permiten que se produzca el crecimiento indeterminado, los vegetales no viven eternamente. Dependiendo de cuánto tiempo vivan, pueden clasificarse en tres grupos diferentes, normalmente según los períodos vegetativos: anuales, bienales y perennes (Figura 3.16).

Una planta **anual** es aquella que completa su ciclo vital durante un único período vegetativo, que en algunos casos puede ser inferior a un año. Las plantas anuales, que son típicamente herbáceas, necesitan ser replantados cada período vegetativo a partir de semillas o esquejes. Las caléndulas, las judías y el maíz son ejemplos de plantas anuales. Muchas plantas anuales que crecen en climas con inviernos fríos pueden crecer durante muchos años en climas tropicales y subtropicales.

Una planta **bienal** es aquella que normalmente requiere dos períodos vegetativos para completar su ciclo vital. El crecimiento primario del tallo, las hojas y la raíz tiene lugar durante el primer período. Durante el segundo período, el vegetal produce flores, semillas y muere. Los vegetales bienales son herbáceos, como por ejemplo las zanahorias, remolachas y coles. La mayoría de los jardineros no son testigos del segundo período vegetativo, pues recogen los vegetales durante el primer año.

Una planta **perenne** es aquella que crece durante muchos años. Pueden florecer cada año o sólo al cabo de bastantes años. La mayoría de las plantas perennes son plan-


(a)


(b)


(c)

**Figura 3.16.** **Clasificación de las plantas según su longevidad.**

Las plantas se clasifican como anuales, bienales o perennes, dependiendo del tiempo de vida y del momento de reproducción. (**a**) Los girasoles son un buen ejemplo de plantas anuales. No sobreviven al invierno, y los nuevos ejemplares crecen a partir de las semillas en la siguiente temporada. (**b**) La dedalera es un típico vegetal bienal en el que las flores aparecen durante el segundo año de crecimiento. El primer año de crecimiento es vegetativo. (**c**) Los árboles son plantas leñosas perennes. Esta fotografía muestra un árbol de hoja caduca que pierde sus hojas cada temporada.

tas leñosas, como los árboles, pero en este grupo también se incluyen plantas herbáceas como los lirios o muchas Gramíneas. En cualquier caso, suficiente parte del vegetal sobrevive al invierno para regenerarse durante la siguiente primavera.

## Repaso de la sección

1. **¿En qué se diferencia el crecimiento vegetal del crecimiento animal?**
2. **¿Cómo influye el meristemo apical del vástago en la forma del vegetal?**
3. **¿En qué se diferencia el crecimiento primario del crecimiento secundario? ¿Qué son las plantas herbáceas?**
4. **¿Qué diferencia hay entre vegetales anuales, bienales y perennes?**



# RESUMEN

## Principales tipos de células vegetales

El crecimiento vegetal se origina en los meristemos, grupos de células no diferenciadas que se pueden dividir infinitamente, permitiendo que un vegetal continúe creciendo durante toda su vida. Los tres tipos básicos de células diferenciadas son las células del parénquima, células del colénquima y células del esclerénquima.

**Las células del parénquima son el tipo más común de célula viva diferenciada (pág. 57)**
Las células del parénquima suelen ser esféricas, cúbicas o alargadas, con una pared primaria delgada y carentes en general de pared secundaria. Estas células se mantienen vivas durante su etapa madura y participan en la fotosíntesis y en las labores de reserva.

**Las células del colénquima confieren un sostén flexible (págs. 58-59)**
Las células del colénquima pueden tener diferentes formas, carecen de pared secundaria y poseen una pared primaria más gruesa que las células del parénquima. Estas células se mantienen vivas durante su etapa madura. Tanto las células del parénquima como las del colénquima deben estar llenas de agua para encontrarse lo suficientemente turgentes y proporcionar sostén.

**Las células del esclerénquima confieren un sostén rígido (págs. 59-60)**
Las células del esclerénquima suelen morir al alcanzar la madurez. Poseen pared secundaria, la mayoría de las veces endurecida con lignina. Pueden proporcionar sostén sin necesidad de estar llenas de agua. Existen dos tipos principales: fibras y esclereidas.

## Estructura histológica del cuerpo de una planta vascular

Un tejido, o grupo de células que realiza una función, puede ser simple (un tipo de células) o complejo (varios tipos de células).

**El sistema de tejido dérmico conforma la cobertura protectora externa de la planta (págs. 61-63)**
Una capa única de epidermis se sustituye durante el segundo año de crecimiento por la peridermis, compuesta fundamentalmente por células no vivas. Las células dérmicas pueden convertirse en tricomas, que tienen forma de pelo. El tejido dérmico superficial suele producir una capa protectora de cera llamada *cutícula*.

**El tejido vascular conduce agua, minerales y nutrientes (págs. 63-67)**
El sistema de tejido vascular consiste en dos tejidos complejos: el xilema (para transportar agua y minerales) y el floema (para transportar alimentos). El xilema contiene traqueidas, que se alinean para conducir agua a través de las punteaduras de la pared celular. La mayor parte del xilema de las plantas con flores también posee elementos de los vasos, que conducen el agua con mayor rapidez. En las plantas con flores, el floema está formado por los elementos de los tubos cribosos, que forman tubos cribosos. El floema de las plantas vasculares sin flores presenta filas de células cribosas superpuestas.

**El tejido fundamental suele originarse entre el tejido dérmico y el tejido vascular (pág. 67)**
El tejido fundamental rellena el espacio que no está ocupado por el tejido dérmico o el vascular, realiza la fotosíntesis y almacena nutrientes.

## Introducción a los órganos de una planta vascular

Un órgano es un grupo de varios tipos de tejido que en conjunto realizan ciertas funciones. Los órganos vegetales son el tallo, las hojas y las raíz.

**El tallo dispone las hojas para optimizar la fotosíntesis (pág. 67)**
El tallo sostiene las hojas y las estructuras reproductoras, transporta agua y nutrientes, y protege la planta.

**Las hojas participan en la fotosíntesis y en la transpiración (págs. 67-69)**
Las hojas son el principal órgano fotosintético. A través de la transpiración, originan la mayor parte de la presión que mueve el agua a lo largo del vegetal.

**La raíz ancla el vegetal al tiempo que absorbe agua y minerales (pág. 69)**
La raíz absorbe agua y minerales a través de los pelos radicales. El sistema vascular es continuo entre la raíz, el tallo y las hojas.

## Introducción al crecimiento y desarrollo de los vegetales

Una planta típica posee un sistema radical (normalmente subterráneo) y un sistema de vástagos (normalmente superficial), el cual comprende todos los tallos, hojas y estructuras reproductoras.

**El embrión da lugar al tallo, hojas y raíz de una planta con semillas adulta (págs. 70-71)**
El embrión de una planta con semillas suele contener uno o dos cotiledones («hojas embrionarias»), una radícula («raíz» embrionaria), una plúmula («vástago» embrionario), un epicótilo y un hipocótilo (partes del «tallo» embrionario). Una semilla puede

encontrarse en estado de dormancia antes de la germinación. Las Monocotiledóneas tienen un solo cotiledón, mientras que las Dicotiledóneas poseen dos.

**Los meristemos permiten que el vegetal continúe creciendo durante toda su vida (págs. 71-72)**
El crecimiento animal es determinado, puesto que cesa al alcanzar la edad adulta. Los meristemos permiten que un vegetal crezca durante toda su vida, lo que recibe el nombre de *crecimiento indeterminado*.

**El meristemo apical promueve el crecimiento primario, que otorga longitud a la raíz y al vástago (págs. 72-74)**
El crecimiento primario (crecimiento en longitud) se origina en los meristemos apicales de las puntas de la raíz y el vástago. Las hojas se forman en los meristemos apicales del vástago bajo la forma de primordios foliares. Cada hoja madura se une al tallo por medio de un pecíolo en un punto denominado *nudo*. Los entrenudos son las secciones del tallo que se encuentran entre las hojas. La auxina suprime el crecimiento de la yema axilar cerca del meristemo apical. Los meristemos apicales pueden generar estructuras reproductoras.

**Los botánicos investigan el modo en que los genes controlan la formación de un meristemo apical (pág. 74)**
Las mutaciones genéticas pueden incrementar, reducir o impedir el crecimiento del tejido fundamental, del tejido vascular, de los meristemos apicales y de los órganos.

**El meristemo apical da lugar al meristemo primario, el cual produce el tejido primario (págs. 74-75)**
La protodermis produce tejido dérmico, el procámbium produce tejido vascular y el meristemo fundamental produce tejido fundamental.

**El crecimiento secundario de los meristemos laterales proporciona un mayor grosor a la raíz y al tallo (pág. 75)**
El crecimiento secundario, que es exclusivo de las plantas leñosas, es común en las Gimnospermas y las Dicotiledóneas, pero atípico en las Monocotiledóneas.

**Algunas plantas viven durante un período vegetativo, mientras que otras viven durante dos o más (págs. 75-76)**
Las plantas anuales viven durante un período vegetativo, las bienales durante dos períodos, y las perennes durante muchos años. Los anuales y los bienales son plantas herbáceas (no leñosas), mientras que los perennes son plantas leñosas, aunque pueden incluir muchas herbáceas.

## Cuestiones de repaso

1. ¿Cuál es la función de las células meristemáticas y en qué se diferencian de otras células?
2. Describe las características de las células del parénquima, células del colénquima y células del esclerénquima.
3. ¿En qué se diferencian los tejidos simples de los complejos?
4. ¿Cuál es la función y la estructura básica del sistema de tejido dérmico?
5. ¿Qué son los tricomas?
6. ¿Qué tejidos forman el sistema de tejido vascular y cuál es la función de cada uno de ellos?
7. Compara y contrasta las traqueidas y los elementos de los vasos.
8. ¿En qué se diferencian las células conductoras de agua de las células que transportan nutrientes o alimentos?
9. Compara y contrasta los elementos de los tubos cribosos y las células cribosas.
10. ¿Cuáles son las funciones del sistema de tejido fundamental?
11. Define el término *órgano* e identifica las principales funciones de cada órgano vegetal.
12. ¿Qué queremos decir cuando afirmamos que el sistema vascular de una planta es continuo?
13. Describe las partes del embrión de una planta con semillas común.
14. ¿Qué son las Monocotiledóneas y las Dicotiledóneas?
15. ¿Cómo influye un meristemo apical en el crecimiento de una planta?
16. Describe la estructura superficial de una planta.
17. ¿En qué se diferencia el crecimiento primario del secundario?
18. ¿Cuál es la diferencia entre anual, bienal y perenne?

## Cuestiones para reflexionar y debatir

1. ¿Pueden los meristemos hacer inmortal a un vegetal? Justifica tu respuesta.
2. Si las células diferenciadas no pudiesen volver a convertirse en células meristemáticas, ¿qué efecto tendría esto en un vegetal?
3. ¿Por qué crees que los compuestos que repelen a los depredadores están localizados en el interior de los finísimos pelos que a menudo presentan las hojas y no en el interior de las hojas en sí?
4. ¿Por qué crees que las células que transportan nutrientes son células vivas, mientras que las células que transportan agua están muertas y huecas?
5. ¿Por qué piensas que los elementos de los vasos no se desarrollaron en las Gimnospermas, las cuales incluyen los vegetales de mayor tamaño?
6. Explica por qué es incorrecto decir que el xilema equivale a las arterias humanas y el floema a las venas humanas.
7. ¿Podría decirse que el embrión de una planta con semillas es como un vegetal en miniatura? Razona tu respuesta.
8. ¿Por qué piensas que las plantas anuales y perennes se pueden encontrar en el mismo entorno?

9. Al examinar una delgada sección transversal de tejido vegetal, es difícil distinguir los vasos pequeños de las traqueidas. Sin embargo, estos dos tipos de células se distinguen con facilidad en una sección longitudinal. Dibuja un diagrama con sus correspondientes leyendas de una traqueida y de un vaso del mismo diámetro, vistos en sección transversal y en sección longitudinal. Subraya las diferencias entre una vista y otra.

## Conexión evolutiva

¿Bajo qué condiciones medioambientales y en qué tipo de hábitat crees que habría favorecido la selección natural a un vegetal con

a) un ciclo de vida anual?
b) un ciclo de vida perenne?

## Para saber más

Duke, James A., y Steven Foster. *A Field Guide to Medicinal Plants and Herbs of Eastern and Central North America.* Boston: Houghton Mifflin, 2000. Una fascinante guía de campo que explora una gran variedad de hierbas endémicas con gran potencial medicinal.

Esau, Katherine. *Anatomía de las plantas con semilla.* Buenos Aires: Hemisferio Sur, 1982. Este clásico es esencial para conocer la Anatomía Vegetal moderna.

Hogan, Linda, y Brenda Peterson. *The Sweet Breathing of Plants: Women Writing on the Green World.* Nueva York: North Point Press, 2002. El segundo volumen es una trilogía sobre las mujeres y el mundo natural, que contiene poemas y ensayos sobre el papel que otorgan las mujeres al mundo vegetal en la naturaleza y en la sociedad.

West, Keith. *How to Draw Plants: The Techniques of Botanical Illustration.* Portland, OR: Timber Press, 1996. Este libro está repleto de trucos y maneras creativas para ilustrar vegetales.

Wilson, Edward O., y Burkhard Bilger. *The Best American Science & Nature Writing, 2001.* Boston: Houghton Mifflin, 2001. Esta antología anual destaca diversos estilos de la escritura de la naturaleza.

4

# La raíz, el tallo y las hojas: el cuerpo vegetal primario



Originaria de América Central, *Gunnera insignis* es conocida popularmente como la sombrilla del pobre.

## La raíz

Un sistema radical axonomorfo o primario penetra más profundamente en el suelo que un sistema radical fasciculado

El desarrollo de la raíz se produce cerca del ápice de la misma

La cofia, caliptra o pilorriza protege el meristemo apical de la raíz y la ayuda a penetrar en el suelo

La absorción de agua y minerales se produce fundamentalmente a través de los pelos radicales

La estructura primaria de la raíz se debe a su labor de obtención de agua y minerales disueltos

Algunas raíces poseen funciones especializadas, además de anclar la planta y absorber agua y minerales

Las raíces establecen relaciones cooperativas con otros organismos

## El tallo

Los botánicos han desarrollado la teoría de zonación y la teoría túnica-cuerpo para describir el crecimiento del tallo

En el crecimiento primario de la mayoría de los tallos, el tejido vascular forma haces independientes

Una región de transición asegura la continuidad vascular entre raíz y tallo

Los primordios foliares se originan en los laterales del meristemo apical del vástago, según un patrón específico

Las variaciones en el tallo reflejan las diferentes tendencias evolutivas

Algunos tallos poseen funciones especializadas, además del sostén y la conducción

## Las hojas

Un primordio foliar se desarrolla mediante división, crecimiento y diferenciación celulares hasta convertirse en una hoja

La epidermis de la hoja proporciona protección, además de regular el intercambio de gases

El mesófilo, tejido fundamental de las hojas, se encarga de llevar a cabo la fotosíntesis

El tejido vascular de una hoja se dispone en forma de nervios

La forma y disposición de las hojas obedecen a causas medioambientales

La zona de abscisión se origina en el pecíolo de una hoja caduca

Algunas hojas poseen funciones especializadas, además de la fotosíntesis y la transpiración

Tal y como vimos en el Capítulo 3, el crecimiento producido por los meristemos apicales en las puntas del vástago y de la raíz da lugar a lo que llamamos *cuerpo vegetal primario*. La raíz, el tallo, las hojas y las estructuras reproductoras de los vegetales se derivan originariamente de los meristemos apicales. Incluso los meristemos laterales, responsables del crecimiento secundario, que posibilita que los troncos y raíces leñosas se ensanchen, están formados por células producidas en los meristemos apicales. A continuación, nos centraremos en el crecimiento primario de la raíz, el tallo y las hojas, y analizaremos el desarrollo y la función de estos órganos en las plantas vasculares.

Las plantas vasculares que viven durante un año o dos años, llamadas *anuales* o *bienales*, sólo presentan crecimiento primario. Las plantas que viven más tiempo, llamadas *perennes*, presentan nuevo crecimiento primario cada año, alargando así sus vástagos y raíces y sustituyendo el tejido dañado o muerto. A pesar de que muchas plantas perennes, como los árboles y arbustos, presentan crecimiento secundario, muy pocos árboles, como las palmeras, presentan sólo crecimiento primario. Esto significa que dichos vegetales carecen de meristemos laterales o secundarios.

En cierto sentido, el crecimiento primario equivaldría a poder desplazarse de un lugar a otro. Las plantas no pueden moverse por su entorno como los animales, pero pueden crecer a su alrededor para obtener todo aquello que necesitan. Las raíces absorben agua y nutrientes minerales creciendo a través del suelo, desplazándose desde regiones donde los recursos se han agotado hacia otras con nuevos recursos. Entretanto, el tallo y las hojas crecen hacia lugares con mayor iluminación para adquirir la energía solar necesaria para la fotosíntesis.

El crecimiento de la raíz, el tallo y las hojas está interrelacionado. Por ejemplo, las plántulas poseen normalmente más raíces que vástagos, puesto que, aunque una semilla germinante contiene un suministro de nutrientes, necesita agua para la elongación y desarrollo del vástago fotosintético. A medida que la fotosíntesis se convierte en la principal fuente de energía del vegetal, la proporción raíz-vástago varía. Durante la vida de un vegetal, la proporción entre el vástago y la raíz cambia según sea necesario, de manera que la luz y el $CO_2$ recogidos por las hojas penetran en el vegetal proporcionalmente al agua y los minerales recogidos por la raíz.

La venus atrapamoscas es un espectacular ejemplo de adaptación foliar.

Los cambios evolutivos han dado lugar a raíces, tallos y hojas modificados que han contribuido a la supervivencia del vegetal en diversos medios. Por ejemplo, la raíz y el tallo engrosados de algunas plantas han evolucionado con el fin de contener reservas de agua, lo que les ayuda a sobrevivir a sequías, períodos secos o climas secos. La raíz y el tallo también pueden almacenar nutrientes, produciendo reservas que pueden utilizarse cuando hay una disminución de la fotosíntesis debido a la falta de luz o a daños en las hojas producidos por el viento, el frío, una enfermedad o una conducta predatoria. En algunas ocasiones, las hojas modificadas desempeñan funciones muy peculiares, como es el caso de la venus atrapamoscas, que «come» insectos para compensar la ausencia de nitrógeno en el suelo.

En resumen, la raíz, el tallo y las hojas no funcionan de manera individual, sino que trabajan juntos; no sólo para producir, transportar y almacenar nutrientes, sino también para proporcionar sostén estructural y protección al vegetal. A la vez que analizamos lo que hace que cada uno de estos órganos sea único, veremos cómo se relacionan y cómo dependen del resto.

# La raíz

Las principales funciones de la raíz son las de anclar el vegetal y absorber y conducir agua y minerales. La raíz debe transportar agua y minerales hacia el tallo y las hojas, a la vez que recibe moléculas orgánicas que proceden de éstos. Además de la absorción y la conducción, la raíz produce hormonas y otras sustancias que regulan el desarrollo y la estructura del vegetal. A continuación, veremos con más detalle cómo la raíz lleva a cabo estas funciones.

## Un sistema radical axonomorfo o primario penetra más profundamente en el suelo que un sistema radical fasciculado

Existen dos modelos diferentes de crecimiento radical: el sistema radical axonomorfo o primario y el sistema radical fasciculado o fibroso. La mayoría de las Dicotiledóneas y Gimnospermas presentan un **sistema radical axonomorfo**, que consiste en una gran *raíz axonomorfa*, cuya función es la de «explotar» fuentes de agua a gran profundidad (Figura 4.1a). La raíz axonomorfa se desarrolla directamente a partir de la radícula (raíz embrionaria) y produce raíces ramificadas llamadas **raíces laterales o secundarias**. Éstas a su vez se ramifican, lo que da lugar a un amplio sistema radical. La raíz axonomorfa suele penetrar muy profundamente, luego es muy conveniente para vegetales que cada año son mayores, como los árboles. Sin embargo, no todos los sistemas radicales axonomorfos penetran a gran profundidad. Algunos árboles de gran tamaño, como las Coníferas, poseen sistemas radicales axonomorfos poco profundos, algo que sucede con frecuencia en las montañas, pues el suelo es poco profundo y hay abundancia de rocas. Tampoco un vegetal con un sistema radical axonomorfo tiene por qué ser grande. Muchas plantas pequeñas presentan un sistema radical axonomorfo, en particular aquéllas que necesitan sobrevivir largos períodos de tiempo sin precipitaciones. Por ejemplo, el diente de león común tiene una raíz axonomorfa única que puede medir 30 centímetros o más de longitud.

Las plantas vasculares sin semillas y la mayoría de las Monocotiledóneas, como las Gramíneas, poseen un **sistema radical fasciculado** (Figura 4.1b). En lugar de tener una gran raíz axonomorfa desarrollada a partir de la radícula, esta radícula o raíz embrionaria muere pronto, y surgen numerosas raíces desde la parte inferior del tallo. Éstas son raíces **adventicias**, pues no se originan en el lugar habitual, es decir, no provienen de otras raíces. En un sistema radical fasciculado, no existe una raíz que sobresalga por su mayor longitud. Cada raíz adventicia forma raíces laterales, dando lugar a un sistema que generalmente es menos profundo y más horizontal que un sistema radical axonomorfo. Esta estructura poco profunda permite que las raíces obtengan agua rápidamente antes de que se evapore. Es un sistema radical muy común en regiones secas, donde las capas del suelo más profundas pueden carecer de humedad. Asimismo, es fácil encontrarlo en vegetales que no crecen más de un período vegetativo, como el maíz. El sistema radical axonomorfo y el radical fasciculado representan dos estrategias diferentes para obtener agua, la cual es escasa en muchos lugares.



(a)

(b)

**Figura 4.1. Sistema radical axonomorfo o primario y sistema radical fasciculado.**

**(a)** En un sistema radical axonomorfo, como en el caso de este diente de león, las raíces laterales se ramifican a partir de una mayor conocida como *raíz axonomorfa*. Este sistema es propio de la mayoría de las Dicotiledóneas y Gimnospermas. **(b)** Un sistema radical fasciculado carece de raíz primaria y suele ser poco profundo. El sistema radical fasciculado es común en la mayoría de las Monocotiledóneas y plantas vasculares sin semillas.

Normalmente, entre el 50% y el 90% de la raíz de un vegetal se localiza en los primeros 30 centímetros de profundidad del suelo, aunque tanto el sistema radicular axonomorfo como el fasciculado pueden penetrar a mayor profundidad. Por ejemplo, entre las plantas de cultivo, la raíz de la patata puede alcanzar una profundidad de 90 centímetros, mientras que el sistema radicular fasciculado del trigo, de la avena y de la cebada puede variar entre 90 centímetros y 1,8 metros. En el transcurso de operaciones de perforación y excavación de pozos, se han llegado a encontrar raíces de árboles desérticos de hasta 67 metros de profundidad, si bien este tipo de descubrimientos son de carácter excepcional. Incluso la raíz de una planta herbácea pequeña puede extenderse en un radio de hasta 90 centímetros alrededor del tallo. De hecho, la mayoría de vegetales desérticos posee un amplio sistema radical superficial, en lugar del sistema radical extremadamente profundo que hemos citado. Además, en un amplio sistema radical, la longitud total del conjunto de raíces puede ser bastante grande en comparación con la parte del vegetal superficial o que está sobre el nivel del suelo. Por ejemplo, una sola planta de maíz puede llegar a tener casi 457 metros de raíces. En ocasiones, el sistema radical de un vegetal puede pesar tanto como el tallo y las hojas juntos.

## El desarrollo de la raíz se produce cerca del ápice de la misma

En la Figura 4.2a se muestra la estructura básica de una raíz. Tanto si una raíz es larga como si es corta, su crecimiento (al igual que el crecimiento de un tallo) comienza con la división celular en el meristemo apical cerca de la punta. Como ya sabemos, lo que hace de un meristemo una «fuente de ju-

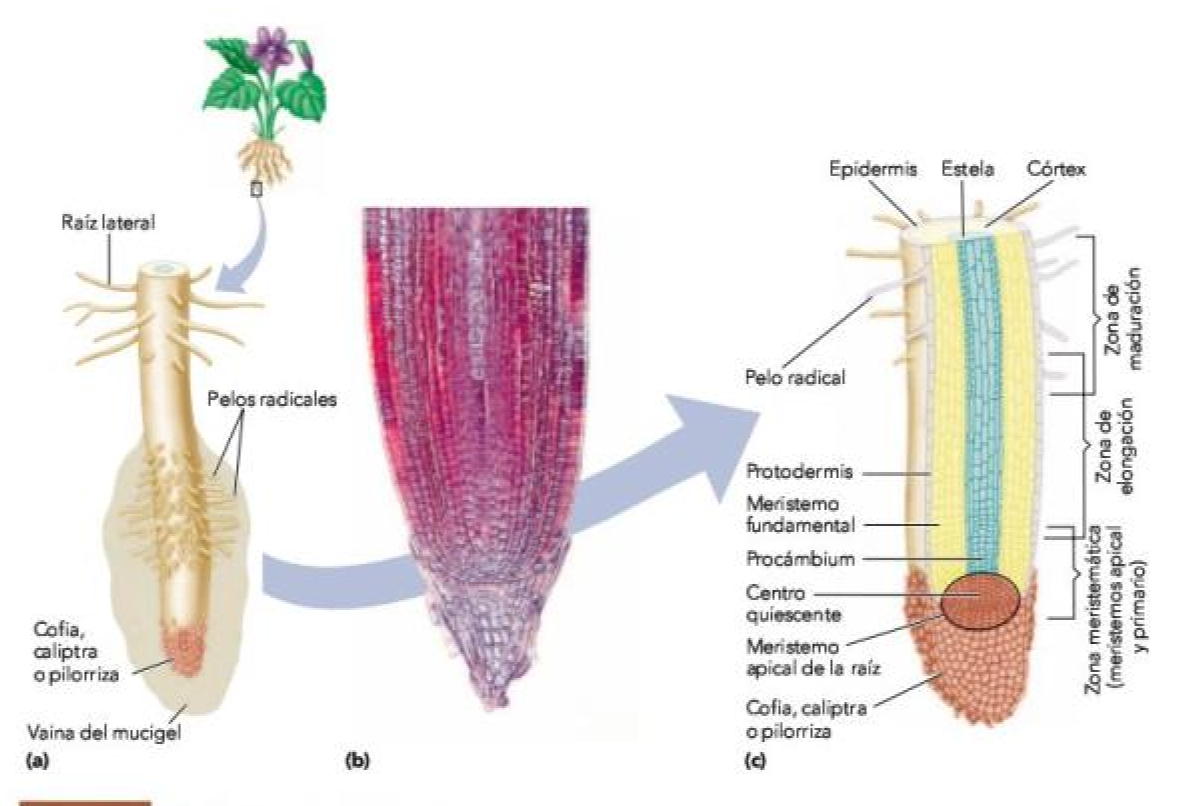



**Figura 4.2.** **Meristemo apical de la raíz.**

(**a**) Este dibujo representa los primeros milímetros de una raíz de Dicotiledónea. Muestra los pelos radicales que se forman en la zona de maduración. Más hacia arriba, comienzan a formarse las raíces laterales. (**b**) En esta fotomicrografía, se percibe perfectamente la caliptra. (**c**) El meristema apical de la raíz produce las células de la propia raíz y las de la caliptra. El meristemo apical de la raíz consiste en un centro quiescente de división celular lenta, rodeado de una estrecha región donde la división celular es más rápida. Justo debajo del meristemo apical radical se encuentran las regiones de mayor división celular: protodermis, procámbium y meristemo fundamental. Por encima de ellos se encuentran las regiones de elongación y maduración celulares. Cada región se fusiona gradualmente con la siguiente.

ventud» es una pequeña provisión de células divisibles llamadas *iniciales*. Las células iniciales de un meristemo apical de la raíz se localizan en el interior de un pequeño centro esférico en el meristemo, que suele tener un diámetro de 0,1 milímetro, donde las células se dividen a una velocidad relativamente lenta. En un meristemo apical de la raíz, esta área central denominada **centro quiescente**, que recibe su nombre del verbo latino para «descansar».

Cuando una célula inicial se divide, una célula hija permanece como célula inicial en el meristemo apical y el resto se convierte en células derivadas, listas para el crecimiento y la diferenciación celulares. Si el meristemo apical se daña o destruye, sólo se necesitarían unas cuantas células iniciales y sus derivadas para reconstruirlo. Un experimento al respecto demostró que una vigésima parte del meristemo apical de una planta de patata bastaba para regenerar el meristemo entero. Cada célula de un meristemo apical parece tener un «mapa» de desarrollo que le permite reproducir la estructura al completo.

La división celular en un meristemo apical de la raíz o del vástago produce las células derivadas que se convierten en los meristemos primarios: protodermis, meristemo fundamental y procámbium, que se originan a un milímetro o dos del propio meristemo apical. Como podremos recordar del Capítulo 3, la división celular de un meristemo primario produce las células que darán lugar a diversos tejidos. La protodermis, que da lugar a la epidermis, se desarrolla a partir de la parte externa del meristema apical. El meristemo fundamental, que produce el tejido fundamental, se encuentra en el interior de la protodermis. El procámbium, la fuente de tejido vascular primario, se encuentra en el interior del meristemo fundamental. Las células derivadas de estos tres meristemos primarios se dividen con mayor rapidez que las células iniciales del meristemo apical. Un estudio comprobó que las células de la protodermis, del meristemo fundamental y del procámbium se dividían cada 12 horas, mientras que las células iniciales se dividían una vez cada 180 horas.

La división, crecimiento y diferenciación celulares de una raíz pueden explicarse siguiendo la disposición lineal de tres regiones superpuestas conocidas como *zona meristemática o de división celular*, *zona de elongación* y *zona de maduración* (Figura 4.2c). La **zona meristemática** consiste en el meristemo apical de la raíz y los tres meristemos primarios. La **zona de elongación** es el lugar donde las células derivadas interrumpen su división y comienzan a crecer en longitud. Esta zona se superpone con la zona meristemática, puesto que algunas células están todavía en pleno proceso de división mientras otras ya crecen longitudinalmente. La zona de elongación es el lugar de mayor crecimiento de la raíz, pues la elongación de las células hace que la raíz crezca hacia el interior del suelo. La zona de elongación se continúa con la **zona de maduración**, donde las células empiezan a especializarse en estructura y función, dando lugar, por ejemplo, a las células epidérmicas y las células conductoras. La zona de maduración es también el lugar donde algunas células epidérmicas forman pelos radicales. Por encima de la zona de maduración brotan las primeras raíces laterales.

## La cofia, caliptra o pilorriza protege el meristemo apical de la raíz y la ayuda a penetrar en el suelo

Un típico meristemo apical de la raíz produce una **cofia, caliptra** o **pilorriza**, que consiste en varias capas celulares (*véase* Figura 4.2b). La caliptra protege las células del meristemo apical de la raíz a medida que la raíz se abre paso entre las partículas del suelo. En tanto la raíz crece, las células de la caliptra se van deteriorando y mueren. Entonces, son desechadas y sustituidas por nuevas células. Las células externas de la caliptra producen un polisacárido viscoso llamado **mucigel**, que lubrica el paso de la raíz a través del suelo. Toda célula vegetal posee la capacidad genética de producir mucigel, pero normalmente sólo las de la cofia hacen patente dicho potencial. En el interior de cada célula de la cofia, esta sustancia se envasa y se transporta en las vesículas del aparato de Golgi, que se fusionan entonces con la membrana celular para liberarla.

## La absorción de agua y minerales se produce fundamentalmente a través de los pelos radicales

Es básicamente en la zona de maduración, justo por encima de la zona de elongación, donde la raíz produce las células epidérmicas denominadas *pelos radicales* (Figura 4.2). Dichas células se especializan en absorber agua y minerales del suelo, por eso suelen aparecer a uno o dos centímetros de la superficie. A medida que la raíz crece, mueren los pelos radicales más antiguos y nacen nuevos en cada nueva zona de maduración.

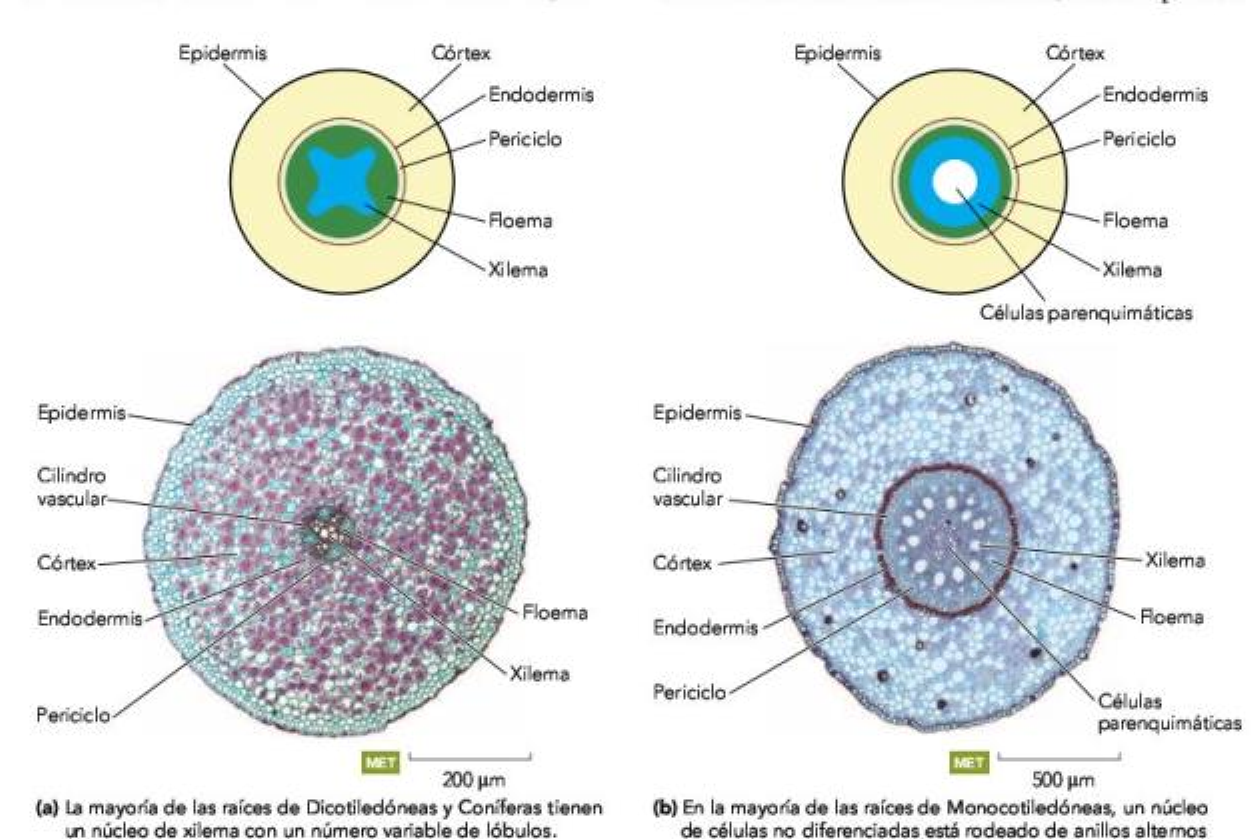
La mayor parte de la importante absorción de agua y minerales se produce a través de los pelos radicales, incluso en árboles de gran tamaño. En los vegetales con un sistema radical axonomorfo, los pelos radicales pueden aparecer a una profundidad considerable. Puede que las raíces de un sistema radical fasciculado no sean profun-

das, pero se encuentran muy extendidas, de manera que los pelos radicales no están cerca de la base del vegetal. Por este motivo, regar una planta durante un corto período de tiempo donde el tallo se adentra en el suelo resulta ineficaz si lo que se pretende es hacer llegar agua a la planta.

## La estructura primaria de la raíz se debe a su labor de obtención de agua y minerales disueltos

Los botánicos examinan la estructura de la raíz y del tallo, seccionando dichos órganos en diversos planos y analizando las finas secciones resultantes con la ayuda de un microscopio. Un corte horizontal en ángulo recto al eje longitudinal se denomina **sección transversal.** Al examinar secciones transversales de una gran variedad de plantas vasculares, los botánicos han identificado la disposición característica del tejido vascular y del fundamental. Como comprobaremos más adelante, el tejido vascular y el fundamental de un tallo presentan normalmente una disposición más compleja que los de la raíz.

Evidentemente, en una vista tridimensional, los tejidos forman cilindros. El cilindro central de una raíz o de un tallo rodeado de córtex recibe el nombre de **estela** (del término griego que significa «pilar»). La mayoría de las raíces presentan el tipo más sencillo de estela, que también es el primero en evolucionar, conocido como **protostela** (del griego *proto*, que significa «antes»). En toda protostela, el tejido vascular forma un sólido cilindro central que está rodeado de córtex, pero la disposición del tejido vascular puede variar. En la mayoría de las raíces de Dicotiledóneas y Coníferas, una sección transversal de protostela muestra la existencia de sólidos dientes o lóbulos de xilema, entre los que existe floema (Figura 4.3a). En la mayoría de las raíces de Monocotiledóneas, la estela presenta




(a) La mayoría de las raíces de Dicotiledóneas y Coníferas tienen un núcleo de xilema con un número variable de lóbulos.

(b) En la mayoría de las raíces de Monocotiledóneas, un núcleo de células no diferenciadas está rodeado de anillos alternos de xilema y floema.

**Figura 4.3.** **Estructura primaria de la raíz.**

(a) La mayoría de las raíces posee una protostela o cilindro central sólido de tejido vascular. En toda raíz primaria, el tejido vascular primario está rodeado de una o más capas de periciclo, a las que se superpone una capa de endodermis. (b) Las raíces de las Monocotiledóneas poseen una estela con anillos de xilema y floema que rodean un núcleo parenquimático.

células parenquimáticas en el centro, rodeadas de franjas alternas de xilema y de floema (Figura 4.3b). Los botánicos que estudian la raíz de los vegetales fósiles han sugerido que el tejido del centro de la estela en las Monocotiledóneas son simplemente células de parénquima que no pudieron convertirse en tejido conductor. Aunque, a veces, estas células reciben el nombre de *médula* debido a su localización, no son parte del tejido fundamental, puesto que se originan a partir del procámbium y no del meristemo apical.

En la raíz de la mayoría de las plantas con semillas, hay dos capas celulares importantes que rodean la estela, llamadas *periciclo* y *endodermis*. El **periciclo** es la capa más próxima que rodea la estela. Consiste en células meristemáticas que dan lugar a las raíces laterales, también conocidas como *raíces secundarias* (Figura 4.4). Como las raíces laterales se originan a partir del periciclo, crecen a través del córtex y de la epidermis, desplazando dichos tejidos para llegar al exterior. El xilema y el floema de cada raíz lateral son una continuación del tejido vascular de la raíz madre y poseen por ello la misma estructura.

Si la función primera del periciclo es la de producir raíces secundarias, la función de la **endodermis** es regular el flujo de sustancias entre el córtex y el tejido vascular (Figura 4.5a). La endodermis se desarrolla a partir de la capa más interna del córtex y consiste en una capa única de células apiñadas que rodea el periciclo. A su vez, cada célula endodérmica está rodeada por 4 de sus 6 lados de una *banda de Caspary*, compuesta de suberina y ocasionalmente de lignina, que impregna las paredes celulares y sella el espacio intercelular. Las caras de las células endodérmicas que dan al exterior y al interior carecen de banda de Caspary (Figura 4.5b). De esta manera, la banda de Caspary fuerza el agua y los minerales a atravesar las membranas celulares y el citoplasma de las células endodérmicas, en lugar de pasar a través de las paredes celulares o entre ellas. De esta manera, las membranas celulares de la endodermis controlan el tipo y la cantidad de nu-

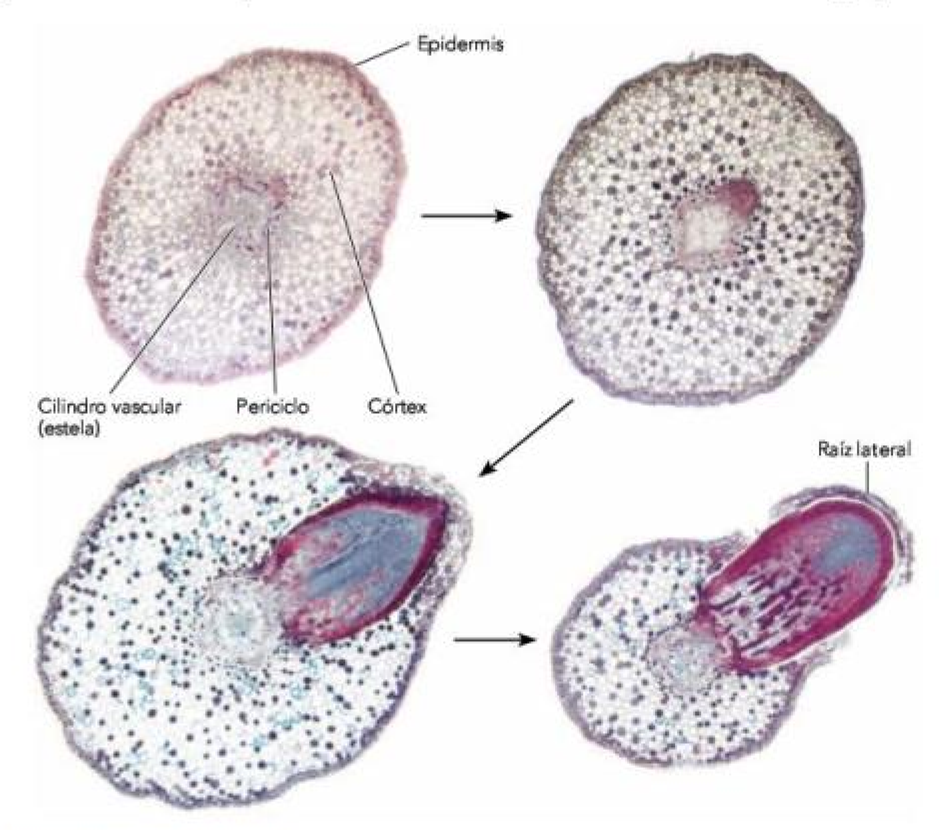



**Figura 4.4. Brotación de una raíz lateral.**
También conocidas con el nombre de raíces secundarias, las raíces laterales se originan en el periciclo de la raíz y crecen a través del córtex y de la epidermis. En esta serie de micrografías se muestra la brotación de una raíz lateral en un sauce. La vista de la misma raíz es una sección transversal, mientras que la vista de la raíz lateral es una sección longitudinal.

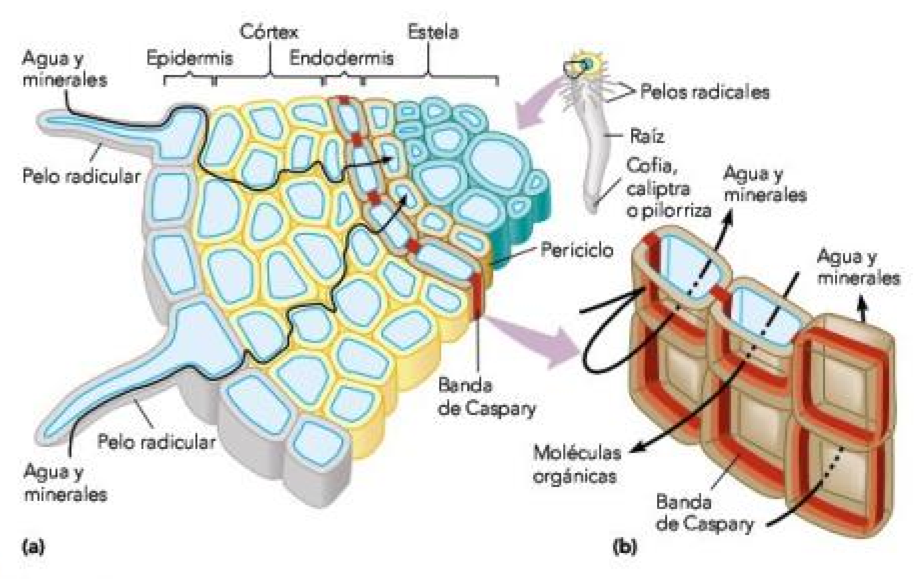



**Figura 4.5. Endodermis.**

(a) El agua y los minerales pueden atravesar las células de la epidermis y del córtex, pero deben atravesar las membranas celulares de la endodermis debido a la presencia de la banda de Caspary. (b) Esta vista de dos capas del cilindro endodérmico muestra cómo la banda de Caspary fuerza el agua y los minerales disueltos del suelo a atravesar las células endodérmicas en lugar de pasar alrededor o entre ellas.

trientes minerales que circulan entre el córtex y el tejido vascular. En una raíz en crecimiento, la primera capa de endodermis, con todas sus bandas de Caspary, comienza a mostrarse en la región de los pelos radicales. La endodermis y sus bandas de Caspary actúan en la región de pelos radicales en el extremo de la raíz, allá donde existe mayor absorción de minerales y agua.

## Algunas raíces poseen funciones especializadas, además de anclar la planta y absorber agua y minerales

Como ya sabemos, las principales funciones de la raíz son anclar la planta y darle sostén, y absorber agua y minerales. Sin embargo, en muchas plantas, las raíces modificadas han evolucionado de manera que cubren una enorme variedad de necesidades del vegetal, como la reproducción y la reserva de agua y nutrientes (Figura 4.6).

Algunas raíces modificadas proporcionan al vegetal sostén o anclaje adicional. Entre ellas se encuentran las **raíces aéreas**, que son raíces adventicias que crecen a partir del tallo. Las raíces aéreas son frecuentes en los **epífitos** (del griego *epi*, «encima», y *phyton*, «planta»), vegetales que crecen encima de otros para obtener sostén, pero que se procuran su propio alimento. Las raíces aéreas de las orquídeas, una planta que a menudo crece como epifita sobre los árboles, se agarran al vegetal y absorben agua y nutrientes de la lluvia que gotea a través de la cubierta vegetal que está por encima de ellas. Las raíces aéreas también pueden darse en otro tipo de vegetales. Las raíces aéreas del maíz, llamadas *raíces zanco*, sobresalen del tallo y se insertan en el suelo, ayudando al vegetal a anclarse y a ganar sostén. Muchos vegetales trepadores como la hiedra utilizan sus raíces aéreas para anclarse en una superficie vertical. Las **raíces tabulares** o **contrafuertes** son raíces de forma acampanada que se extienden desde el tronco del árbol, contribuyendo a estabilizar el vegetal de forma similar a la de los contrafuertes en los muros de una catedral medieval. Algunos árboles tropicales desarrollan enormes raíces tabulares o contrafuertes que los afianzan en el suelo débil que ocasionalmente se da en las regiones de los Trópicos. Las **raíces contráctiles** de los lirios y otros vegetales se encogen literalmente para introducir el vegetal más profundamente en el suelo.

Algunas raíces modificadas están implicadas en la reproducción asexual, como los vástagos adventicios comúnmente llamados *chupones*, que se originan en la raíz y se abren paso a través del suelo para formar nuevos vástagos. El hecho de que una raíz produzca vástagos es algo normal en los vegetales. Por ejemplo, la asclepia o algodoncillo de Siria (*Asclepias syriaca*) también se propaga con la ayuda de vástagos radicales, al igual que lo



**(a) Raíz aérea en una orquídea epífita.** En las orquídeas epífitas, las raíces aéreas absorben el agua del aire.



**(b) Raíz aérea tipo zanco.** En el maíz, las raíces aéreas son raíces zanco que ayudan a estabilizar el vegetal.



**(c) Raíz aérea trepadora.** Las raíces adventicias trepadoras de la hiedra (*Hedera helix*) ayudan a anclar el vegetal en superficies verticales.



**(d) Raíces tabulares o contrafuertes.** Las raíces tabulares o contrafuertes de gran tamaño de ciertos árboles tropicales ayudan a estabilizar el vegetal en un suelo poco profundo.



**(e) Neumatóforos (raíces aéreas).** Los neumatóforos, como en el caso de este mangle blanco (*Laguncularia racemosa*), proporcionan oxígeno a las plantas que crecen en zonas pantanosas donde el agua puede estar desoxigenada.



**(f) Raíces de reserva.** Ciertas plantas, como el perejil (*Petroselinum hortense*), almacenan agua y nutrientes en sus raíces.

**Figura 4.6.** **Raíces modificadas.**

## EL FASCINANTE MUNDO DE LAS PLANTAS

### Raíces parásitas

Normalmente, el crecimiento primario en un vegetal produce tallos para alcanzar la luz, y raíces para alcanzar el agua y los minerales del suelo. No obstante, algunos vegetales con crecimiento primario han encontrado otros medios para procurarse la nutrición. El género *Striga* se compone de más de 40 especies, de las cuales prácticamente un tercio son parásitos de cultivos. Cada *Striga* es capaz de producir entre 50.000 y 500.000 semillas casi microscópicas que pueden germinar incluso después de más de una década. Tras la germinación, las plántulas deben agarrarse a una planta-huésped en menos de una semana. Las raíces de la plántula de *Striga* invaden la planta-huésped formando haustorios que penetran en las raíces de ésta. Cada haustorio obtiene nutrientes y agua directamente de la planta-huésped. La mayor parte del daño se produce bajo tierra, lo que da lugar a una importante reducción de la producción e incluso a una pérdida total del cultivo.

Actualmente, existen tres especies de *Striga* que ocasionan estragos en los cultivos de cereales y legumbres de Asia y África. En general, las pérdidas de cultivos en África y parte de Asia son de un 40%, y superando el 70% en algunas áreas. El parásito infecta dos tercios de los cultivos de cereales en África, convirtiéndose así en el mayor freno para la producción agraria del Continente.

Se han puesto en práctica algunas estrategias para intentar eliminar *Striga*, como la incorporación de genes de un maíz silvestre, *Zea diploperennis*, al maíz de cultivo, resistentes a la planta parásita *Striga*. Además, los científicos están sembrando leguminosas fijadoras de nitrógeno, lo que origina el «aborto» de las semillas de *Striga* durante su desarrollo. Otra estrategia es utilizar plantas-huésped con genes resistentes a herbicidas. De esta manera, las plantas-huésped pueden fumigarse para eliminar el parásito. Los científicos también están experimentando con hormonas que estimulan la germinación prematura de las semillas de *Striga*, destruyendo así el «banco de semillas» que se origina en el suelo como resultado de una germinación tardía. Asimismo, han descubierto en el norte de África un hongo (*Fusarium oxysporum*) que elimina a *Striga*, pero no aminora el crecimiento del sorgo o de otros cereales. La producción del sorgo aumentó hasta un 70% en los campos infectados por *Striga* que presentaban el hongo.

*Striga* es una de las 3.000 especies de plantas parásitas con flores. Otro vegetal parásito es una especie del género *Triphysaria*, que infecta las raíces del mastuerzo común (*Arabidopsis thaliana*). Puesto que esta planta es una planta tipo para experimentación genética molecular, la interacción entre *Triphysaria* y *Arabidopsis* puede ayudar a aclarar las acciones moleculares del parasitismo vegetal. Los estudios científicos continúan para minimizar y con suerte eliminar el daño causado por los vegetales parásitos en los cultivos.



*Striga*, un vegetal parásito de cultivos.

Crecimiento de un haustorio en una raíz-huésped.

hace el árbol de sasafrás (*Sassafras albidum*) y la hierba conocida como euforbia o lechetrezna frondosa (*Euphorbia escula*).

Los **neumatóforos**, o raíces aéreas, proporcionan oxígeno a aquellos vegetales que viven en áreas pantanosas, donde la elevada tasa de descomposición reduce el oxígeno del agua. El mangle y el ciprés calvo generan neumatóforos que sobresalen del agua para obtener oxígeno y sustentar la respiración.

Otros tipos de raíces modificadas almacenan agua o nutrientes. Por ejemplo, la calabacilla loca (*Cucurbita foetidissima*) produce grandes raíces subterráneas que almacenan agua y pueden llegar a pesar 30 kilos o más. Las especies que crecen en lugares áridos tienden a almacenar agua en esta modalidad de raíces. Entre períodos vegetativos y al comienzo de un nuevo período para el inicio del nuevo crecimiento, muchos tipos de raíces (como la zanahoria, batata y remolacha azucarera) almacenan almidón o azúcar como fuente nutritiva para el vegetal. A lo largo de los años, los agrónomos y los agricultores han seleccionado vegetales individuales con gran capacidad de reserva como cultivos alimenticios. En la mayoría de los casos, las raíces relacionadas con la reserva de nutrientes presentan un tipo modificado de crecimiento secundario mediante el cual se forman meristemos adicionales en la raíz.

Algunos vegetales, como el muérdago, han desarrollado raíces parásitas conocidas con el nombre de **haustorios**, que penetran en los tallos y raíces de otros vegetales para obtener agua, minerales y moléculas orgánicas. No ha de resultarnos extraño que una planta parásita denominado *Striga* se haya convertido en una plaga agraria de gran alcance.

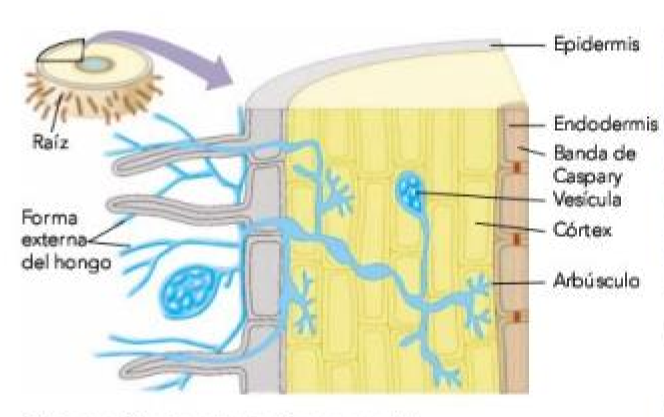
Todas las modificaciones radicales descritas anteriormente reflejan los cambios evolutivos que en distintos medios han tenido un resultado exitoso. Tal y como veremos más adelante, en este mismo capítulo, muchos vegetales han modificado también el tallo o las hojas para funciones adicionales. Las funciones de los órganos vegetales, que suelen asociarse, ponen de relieve el hecho de que la raíz, el tallo y las hojas se interrelacionan de manera estrecha para cubrir las necesidades del vegetal.

## Las raíces establecen relaciones cooperativas con otros organismos

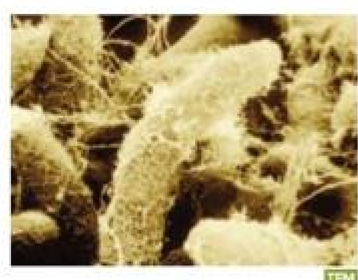
A menudo, las raíces establecen asociaciones **mutualistas** o de beneficio mutuo con otros organismos. Las **micorrizas** (del griego *mykos*, «hongo», y *rhiza*, «raíz»), son asociaciones entre las raíces de una planta vascular y los hongos del suelo, manifiestas en un 80% de las especies. Los dos tipos principales de asociaciones son las endomicorrizas y las ectomicorrizas. En las **endomicorrizas**, los hongos penetran en la raíz del vegetal y producen estructuras ramificadas llamadas *arbúsculos*. Parte de estas micorrizas arbusculares presionan la zona externa de las membranas celulares vegetales para obtener nutrientes (Figura 4.7a). En las **ectomicorrizas**, los hongos no penetran en la raíz vegetal, sino que una red fúngica muy ramificada rodea la raíz produciendo una cobertura conocida como *manto* (Figura 4.7b). En ambos tipos de relaciones mutualistas, el vegetal incrementa la absorción de minerales como el fósforo y, consecuentemente, no tiene necesidad de producir tantos pelos radicales. El hongo también puede ayudar a proteger al vegetal del ataque de hongos nocivos y de nemátodos (lombrices). Por su parte, el hongo obtiene azúcar y otras moléculas orgánicas producidas por el vegetal.

Es muy frecuente observar micorrizas (Figura 4.7c) en los vegetales fósiles, y éstas pueden haber sido substanciales en el establecimiento de las plantas vasculares en la tierra. Numerosos estudios han demostrado que las plántulas que crecen en tiestos lo hacen más rápido si existe una asociación mutualista con el hongo micorrícico adecuado. Igualmente, un transplante tendrá más éxito si ambos suelos presentan el hongo micorrícico adecuado.

Algunos vegetales establecen también asociaciones con especies de bacterias que fijan nitrógeno, es decir, bacterias que convierten el nitrógeno del aire en amoníaco, que luego se añade a diversas moléculas orgánicas. Los vegetales pueden entonces obtener el nitrógeno fijado por estas bacterias e incorporarlo a sus aminoácidos, nucleótidos y otros compuestos vitales que contienen nitrógeno. Ésta es virtualmente la única ruta biológica mediante la cual el nitrógeno inorgánico puede introducirse en una cadena alimenticia. Los vegetales de la familia de las leguminosas o fabáceas son particularmente importantes para el ser humano, pues sus asociaciones mutualistas con bacterias fijadoras de nitrógeno enriquecen el suelo al incorporar este elemento. Este enriquecimiento es bastante importante, porque la recogida de la cosecha implica también la eliminación del suelo de nutrientes minerales, como los nitratos. En las leguminosas, las bacterias fijadoras de nitrógeno infectan las raíces, provocando que el vegetal desarrolle nódulos radicales en los que viven las bacterias. Los nitratos son liberados desde estos nódulos hacia el suelo. En el Capítulo 10 analizaremos con más detalle las bacterias que fijan el nitrógeno y sus asociaciones con los vegetales.




(a) Penetración de endomicorrizas en un córtex radicular.




(b) Las ectomicorrizas forman una cobertura en el exterior de la raíz.



(c) Las ectomicorrizas de este pino se extienden por el suelo.

**Figura 4.7.** **Las micorrizas son asociaciones mutualistas de raíces y hongos.**

## Repaso de la sección

1. **¿En qué se diferencia un sistema radical axonomorfo de un sistema radical fasciculado?**
2. **Describe el desarrollo y la maduración celulares en las zonas cercanas al externo de la raíz.**
3. **¿Cuáles son las funciones de la caliptra o pilorriza, el mucílago y los pelos radicales?**
4. **¿Cuáles son las funciones del periciclo y de la endodermis?**
5. **Da algunos ejemplos de adaptación especializada en una raíz.**
6. **¿Qué son las micorrizas y por qué son beneficiosas?**

# El tallo

El tallo y las hojas son los órganos que normalmente un vegetal produce por encima de la tierra, y que constituyen el sistema del vástago. Tal y como vimos en el Capítulo 3, el conjunto de tallo y hojas recibe el nombre de *vástago*. El tallo dirige las hojas hacia la luz, evitando la sombra de otros vegetales o estructuras. Para soportar el peso de las hojas y contrarrestar la fuerza del viento, el tallo debe ser fuerte, sobre todo en árboles de gran longitud. El tallo también debe conducir agua, minerales y moléculas orgánicas entre la raíz y las hojas. A continuación analizaremos la estructura primaria del tallo.

Como ya sabemos, las hojas están unidas al tallo en los nudos y la porción del tallo que se extiende entre dos nudos recibe el nombre de *entrenudo*. En la mayoría de los vegetales, una yema axilar en estado de dormancia, que tiene el potencial de formar una rama, se localiza en la superficie superior del ángulo o axila, entre el tallo y el peciolo foliar. Los nudos, entrenudos y las yemas axilares son algunos de los rasgos básicos que diferencian a un tallo (incluidos los tallos subterráneos) de la raíz y de las hojas.

El crecimiento del tallo es más complejo que el de la raíz, pues el tallo no sólo crece en longitud, sino que también produce hojas y ramas axilares. El meristemo apical da lugar a los primordios foliares y yemas axilares en una rápida sucesión (Figura 4.8). Como los primordios foliares están muy próximos, en un primer momento los entrenudos son muy cortos. Si bien el crecimiento radical tiene lugar en una zona única de elongación cerca de la punta de la raíz, el tallo suele alargarse simultáneamente en varios entrenudos por debajo del meristemo apical del vástago. Algunos vegetales, entre los que se incluyen gramíneas como el trigo, presentan una región de células di-

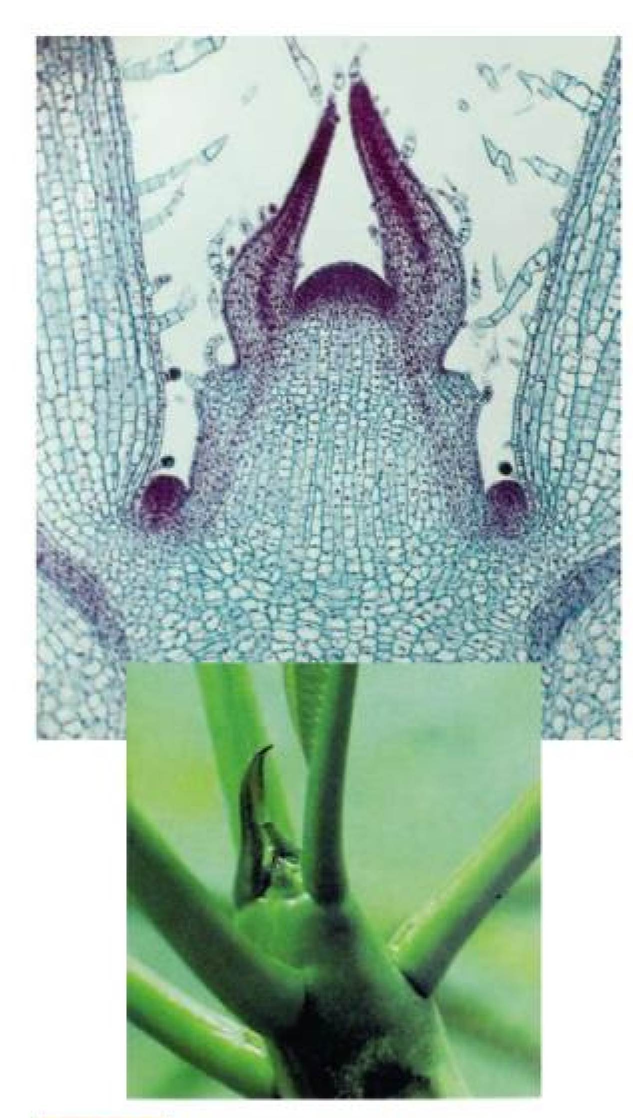


**Figura 4.8.** Meristemo apical del vástago.

El meristemo apical del vástago en sí consiste en un grupo central de células de lenta división rodeado de una región estrecha con células de división más rápida. Esta sección longitudinal muestra los primordios foliares brotando a ambos lados del meristemo apical del vástago. A medida que el tallo crece, nacen nuevos primordios foliares a lo largo de los flancos del meristemo apical. Justo pasado el meristemo apical, en las regiones inferiores, se encuentran la protodermis, el procámbium y el meristemo fundamental, que presentan una mayor división celular. La elongación y la maduración celulares se producen por debajo de estas regiones.

visibles en cada entrenudo, conocida con el nombre de **meristemo intercalar**, que permite al tallo crecer rápidamente en toda su longitud.

## Los botánicos han desarrollado la teoría de zonación y la teoría túnica-cuerpo para describir el crecimiento del tallo

Los botánicos han desarrollado dos modelos para explicar cómo el meristemo apical del vástago da origen a los meristemos primarios: protodermis, meristemo fundamental y procámbium. Estos modelos son la *teoría de zonación* y la *teoría túnica-cuerpo*. Ambas son muy rigurosas, aunque algunos vegetales parecen encajar mejor en una que en otra.

La **teoría de zonación** describe el meristemo apical del vástago como una bóveda dividida en tres regiones: zona de células madre centrales, zona periférica y zona medular (Figura 4.9a). La **zona de células madre centrales** contiene células que raramente se dividen y dan lugar a las células de las zonas periférica y medular. La **zona periférica** es un anillo de forma tridimensional que rodea a la zona anterior, consistente en células de rápida división que dan origen a los primordios foliares y a otras partes del tallo, suministrando además células a la protodermis, al procámbium y a la parte del meristemo fundamental que produce el córtex. Bajo estas dos zonas se encuentra la **zona medular**, que produce células que se convierten en parte del meristemo fundamental que origina la médula. En las regiones inferiores a estas tres zonas del meristemo apical del vástago se encuentran la protodermis, el procámbium y el meristemo fundamental, donde continúa la división celular y donde se inician el crecimiento y la diferenciación celulares. Por debajo de estos meristemos primarios, las células continúan su elongación y diferenciación para convertirse en tejidos maduros.

La **teoría túnica-cuerpo** o *tunica-corpus* sostiene que las células iniciales del meristemo apical del vástago forman varias capas celulares, partiendo de la punta del meristemo apical (Figura 4.9b). Las capas externas de células iniciales dan lugar a la *túnica*, que equivale a la parte más externa de la zona periférica. La mayoría de los vegetales poseen dos capas de túnica, identificadas como *L1* y *L2* (la *L* se debe a la inicial del término inglés *layer*, «capa»). En la túnica, las células iniciales se dividen generalmente de manera perpendicular a la superficie o en división **anticlinal** (Figura 4.9c). La capa *L3* y sus células derivadas forman el **cuerpo**, que equivale más o menos a la zona de células madre centrales, a la parte interna de la zona periférica y a la zona medular. Las células iniciales del cuerpo sufren división anticlinal y también **periclinal**, es decir, paralela a la superficie. En la teoría túnica-cuerpo, la capa más externa de la túnica produce la protodermis, mientras que el cuerpo da lugar al procámbium y al meristemo fundamental.

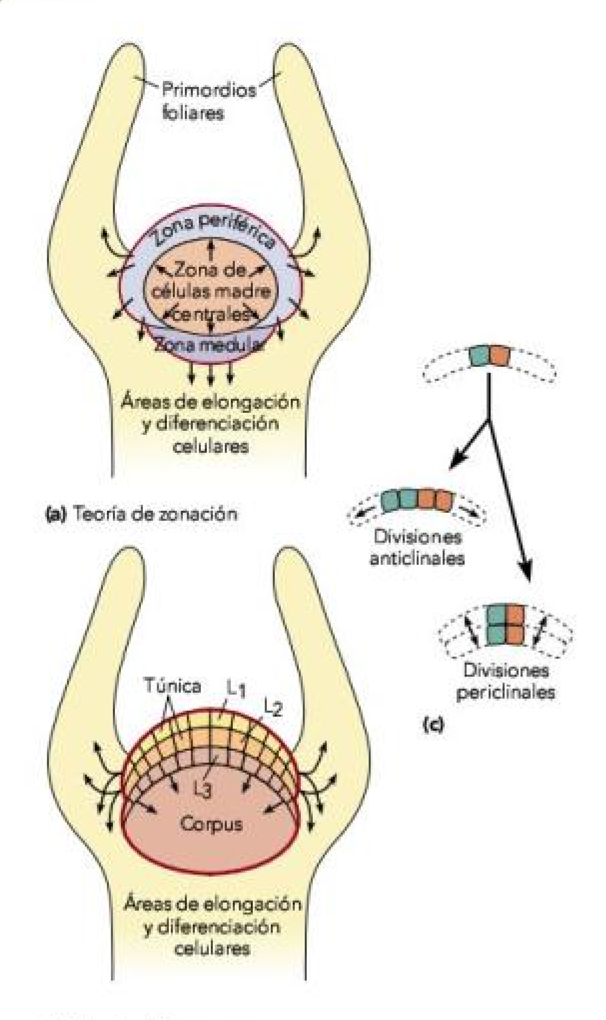



**Figura 4.9.** **Organización del meristemo apical del vástago en zonas y capas.**

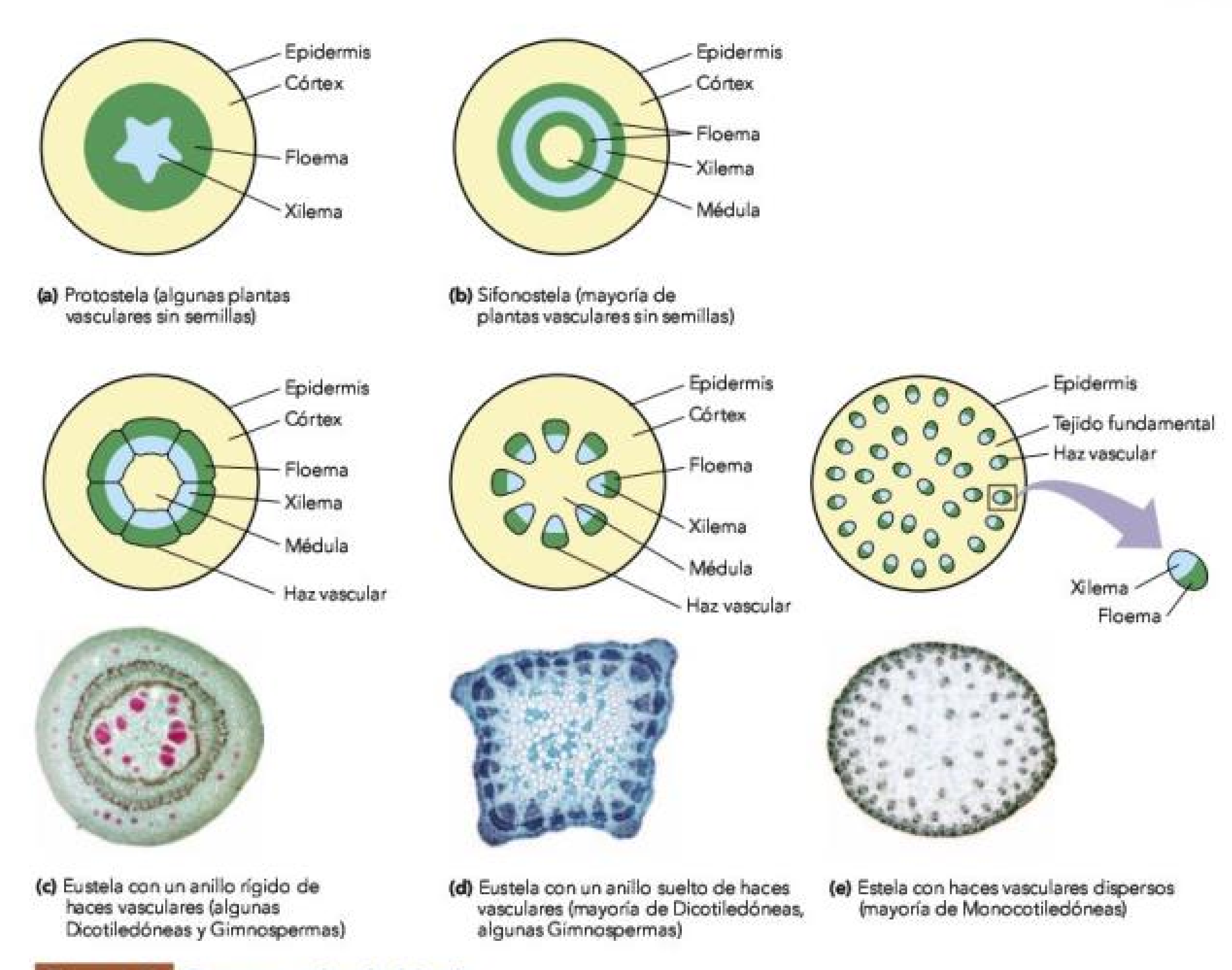
En esta figura se muestran los dos modelos diferentes utilizados para describir el meristemo apical del vástago. (**a**) En la teoría de zonación, la zona de células madre centrales, de división celular lenta, dan lugar a las células de división rápida de las zonas periférica y medular. Las células de la zona periférica se convierten en primordios foliares y dan lugar a células dérmicas y vasculares del tallo y del córtex. Las células de la zona medular dan lugar al tejido fundamental del centro del tallo. (**b**) El modelo túnica-cuerpo sostiene que el meristemo apical del vástago está compuesto por tres capas de células divisibles. Por lo general, dos capas (L1 y L2) forman la túnica, la cual da lugar a su vez a la protodermis. La capa más profunda (L3) producirá el procámbium y el meristemo fundamental. (**c**) Las células de la túnica sufren divisiones anticlinales (perpendiculares a la superficie del meristemo apical), mientras que las células del cuerpo sufren tanto divisiones anticlinales como periclinales (paralelas a la superficie del meristemo apical).

## En el crecimiento primario de la mayoría de los tallos, el tejido vascular forma haces independientes

Existen variaciones considerables en la disposición del tejido vascular en la estructura primaria de un tallo. El tallo de algunas plantas vasculares sin semillas presenta una **protostela**, el mismo patrón primitivo típico de la mayoría de las raíces (Figura 4.10a). La protostela aparece en los vegetales más antiguos de los que se tiene constancia fósil. El tallo de algunas plantas vasculares sin semillas, como los helechos o los equisetos, presenta una **sifonostela** (Figura 4.10b). Ésta consiste en un cilindro vascular continuo que rodea el núcleo medular (tejido fundamental). En la sifonostela, que evolucionó a partir de la protostela, el floema aparece en la parte exterior del xilema o a ambos lados del mismo. El cilindro se rompe por la presencia de **intersticios foliares**, donde el tejido vascular se separa de la estela para introducirse en las hojas.

En el tallo de la mayoría de las plantas con semillas, es decir, las Gimnospermas y las plantas con flores, el tejido vascular forma **haces vasculares**, bandas independientes de xilema y floema. Los haces vasculares carecen de intersticios foliares. En cada haz, el xilema se sitúa de cara al centro del tallo, y el floema de cara a la superficie del mismo. En la mayoría de los tallos de Gimnospermas y Dicotiledóneas, los haces vasculares forman un círculo alrededor de la médula, una disposición que se conoce con el nombre de **eustela**. Al igual que la sifonostela, la eustela evolucionó a partir de la protostela. Existen dos tipos de eustela. En el primer tipo, los haces forman un anillo rígido, con regiones estrechas de células parenquimáticas entre ellos (Figura 4.10c). En el segundo tipo, los haces forman un anillo suelto, con regiones de células parenquimáticas más anchas entre ellos (Figura 4.10d). En contraste con la disposición circular de la eustela, los haces vasculares de la mayoría de las Monocotiledóneas están repartidos por todo el tejido fundamental (Figura 4.10e). Este tipo de disposición dispersa de las Monocotiledóneas es una evolución de la eustela.

Como ya sabemos, los términos *córtex* y *médula* se refieren simplemente a las localizaciones del tejido fundamental, que está formado esencialmente por parénquima. Estos términos sólo son útiles a la hora de distinguir las localizaciones del tejido fundamental en relación con un cilindro o anillo simple de tejido vascular. El tejido fundamental que se encuentra en la parte externa del cilindro o anillo vascular recibe el nombre de *córtex*, mientras que al tejido fundamental existente en el interior del tejido vascular se le denomina *médula*. Con todo, si los haces vasculares están




**(a)** Protostela (algunas plantas vasculares sin semillas)

**(b)** Sifonostela (mayoría de plantas vasculares sin semillas)

**(c)** Eustela con un anillo rígido de haces vasculares (algunas Dicotiledóneas y Gimnospermas)

**(d)** Eustela con un anillo suelto de haces vasculares (mayoría de Dicotiledóneas, algunas Gimnospermas)

**(e)** Estela con haces vasculares dispersos (mayoría de Monocotiledóneas)

**Figura 4.10. Estructura primaria del tallo.**

En la mayoría de los haces vasculares, el xilema aparece en el interior y el floema en el exterior de éstos. El xilema primario y el floema primario suelen estar rodeados por una capa de células esclerenquimáticas. Estas secciones transversales muestran los modelos básicos de la estructura del tallo de un vegetal.

dispersos, como ocurre en la mayoría de los tallos de Monocotiledóneas, el tejido fundamental estará disperso entre los haces, de manera que los términos *córtex* y *médula* carecen de validez. Evidentemente, en toda estructura del tallo, el tejido dérmico rodea al resto de los tejidos. En el crecimiento primario, la epidermis es el tejido dérmico, que con frecuencia produce una cutícula compuesta de materiales impermeables que reducen la pérdida de agua.

## Una región de transición asegura la continuidad vascular entre raíz y tallo

Si la mayoría de las raíces presenta la protostela, y la mayoría de los tallos posee diferentes disposiciones de haces vasculares, ¿cómo se conectan los tejidos vasculares de la raíz y del tallo? La respuesta es que hay una zona de transición entre la raíz y el tallo, en la que una disposición se fusiona poco a poco con la otra (Figura 4.11). La zona de transición se forma durante el crecimiento temprano de la plántula y mide entre unos pocos milímetros y unos pocos centímetros de longitud.

Cabría preguntarse por qué la raíz y el vástago de un mismo vegetal presentan diferentes disposiciones de tejido vascular. La evolución de la raíz y del tallo podría ser la solución. Las primeras plantas vasculares carecían de raíces y eran tallos superficiales y subterráneos con protostelas. Por supuesto, la estructura de la protostela se mantuvo cuando los tallos subterráneos evoluciona-

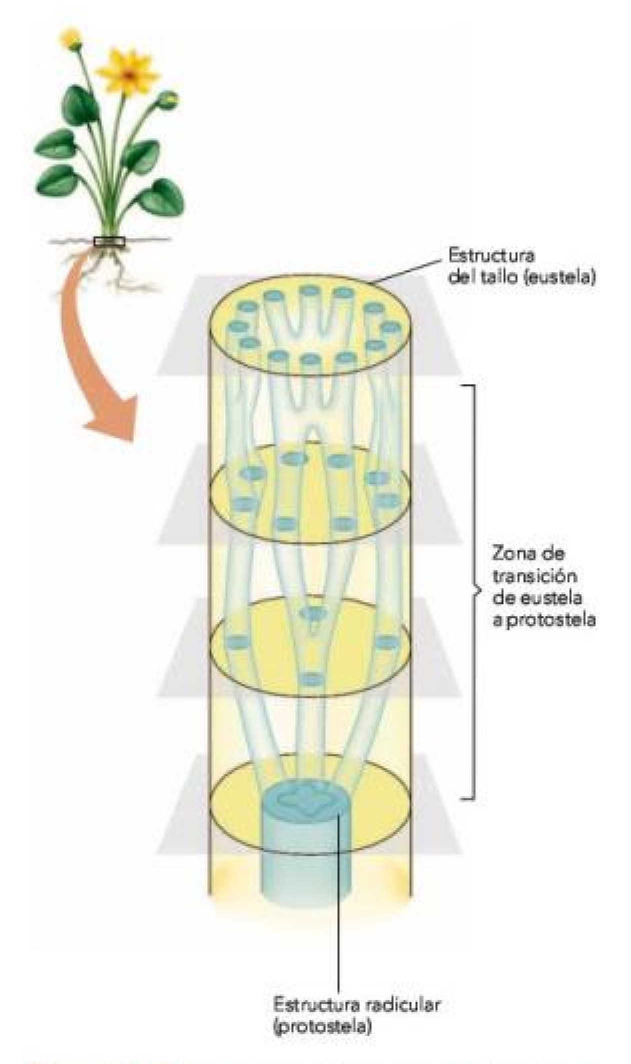



**Figura 4.11. Zona de transición entre el tallo y la raíz.**

En muchos vegetales, la estela de la raíz tiene una disposición vascular diferente a la estela del tallo. En la zona de transición, una disposición se fusiona con la otra, a menudo formando un complejo modelo que puede variar significativamente de una especie a otra. La transición suele producirse en un área de unos pocos milímetros o centímetros. Este ejemplo simplificado muestra cómo parte del tejido vascular de la protostela de la raíz del ranúnculo (*Ranunculus*) se mezcla con parte del tejido vascular de eustela del tallo, que presenta numerosos haces vasculares separados.

ron para convertirse en raíces. Con todo, puede ser que la protostela no proporcionase suficiente sostén a un tallo superficial, y por esa razón se sustituyó gradualmente por la sifonostela o la eustela de la mayoría de las plantas vasculares.

## Los primordios foliares se originan en los laterales del meristemo apical del vástago, según un patrón específico

Ya hemos visto cómo puede variar la estructura interna del tallo. Igualmente, existen variaciones en la disposición de las hojas. Los primordios foliares se forman en los laterales del meristemo apical del vástago en una disposición ordenada y previsible, conocida como **filotaxis** o **filotaxia** (del griego, «orden foliar»), diferente en cada especie vegetal. Existen tres tipos básicos de disposición foliar, que se diferencian por el número de hojas que hay en cada nudo: alterna, opuesta y verticilada (Figura 4.12). La disposición **alterna** presenta tan sólo una hoja por nudo. En un tipo de filotaxis alterna, cada hoja forma 180º con la hoja previa y se denomina dística. En otro tipo común, las hojas se establecen en una disposición espiralada, alternándose a lo largo de una espiral que rodea el tallo. Una disposición **opuesta** consiste en dos hojas por nudo. En una variación, cada par de hojas está orientado como el par previo. En otra variación denominada decusada, cada par de hojas forma un ángulo recto con el par previo. Una disposición **verticilada** incluye tres hojas o más por nudo. Independientemente de su filo-




**Figura 4.12. Modelos básicos de disposición foliar en un tallo.**

Los tres tipos más generales de filotaxis son alterna, opuesta y verticilada.

taxis, las hojas se disponen de forma que cada una esté bien expuesta a la luz solar y pueda llevar a cabo la fotosíntesis cómodamente.

Los botánicos buscan pistas para explicar la aparición de nuevas hojas en determinados lugares. Hay dos tipos de teorías que tratan de interpretar la disposición de los primordios foliares en el meristemo apical: teorías de campos y teorías del espacio disponible. Las teorías de campos o bioquímicas apuntan a las hormonas o a otras sustancias promotoras del crecimiento como la causa. Por ejemplo, la existencia de primordios foliares podría producir un compuesto que inhibiera la formación de nuevos primordios cercanos. Sin embargo, nadie ha identificado todavía tales hormonas. Las teorías del espacio disponible, conocidas también como *teorías biofísicas*, sostienen que los nuevos primordios se originan cuando el espacio para ellos no lo ocupan primordios ya existentes. Una de estas teorías propone que las tensiones que causan los primordios en la superficie apical dan lugar a toda una suerte de alteraciones espontáneas en la superficie apical, de donde surgen los consiguientes primordios.

## Las variaciones en el tallo reflejan las diferentes tendencias evolutivas

Además de las variaciones filotáxicas, el tallo presenta tamaños y formas muy variadas, que reflejan las diferentes adaptaciones medioambientales. Tomemos como ejemplo dos tallos: el largo y fibroso de una palmera y el corto y esbelto de una planta de trigo. Las palmeras son los vegetales más altos cuyo tallo sólo presenta crecimiento primario. Aunque las palmeras carecen de meristemos laterales (secundarios), el tronco sigue creciendo a lo ancho como resultado de la división y crecimiento continuos de las células derivadas del meristemo apical. En una palmera, el único meristemo apical se encuentra en lo alto del tallo, que puede llegar a crecer hasta 61 metros. En contrapartida, el trigo es una gramínea de tallo corto.

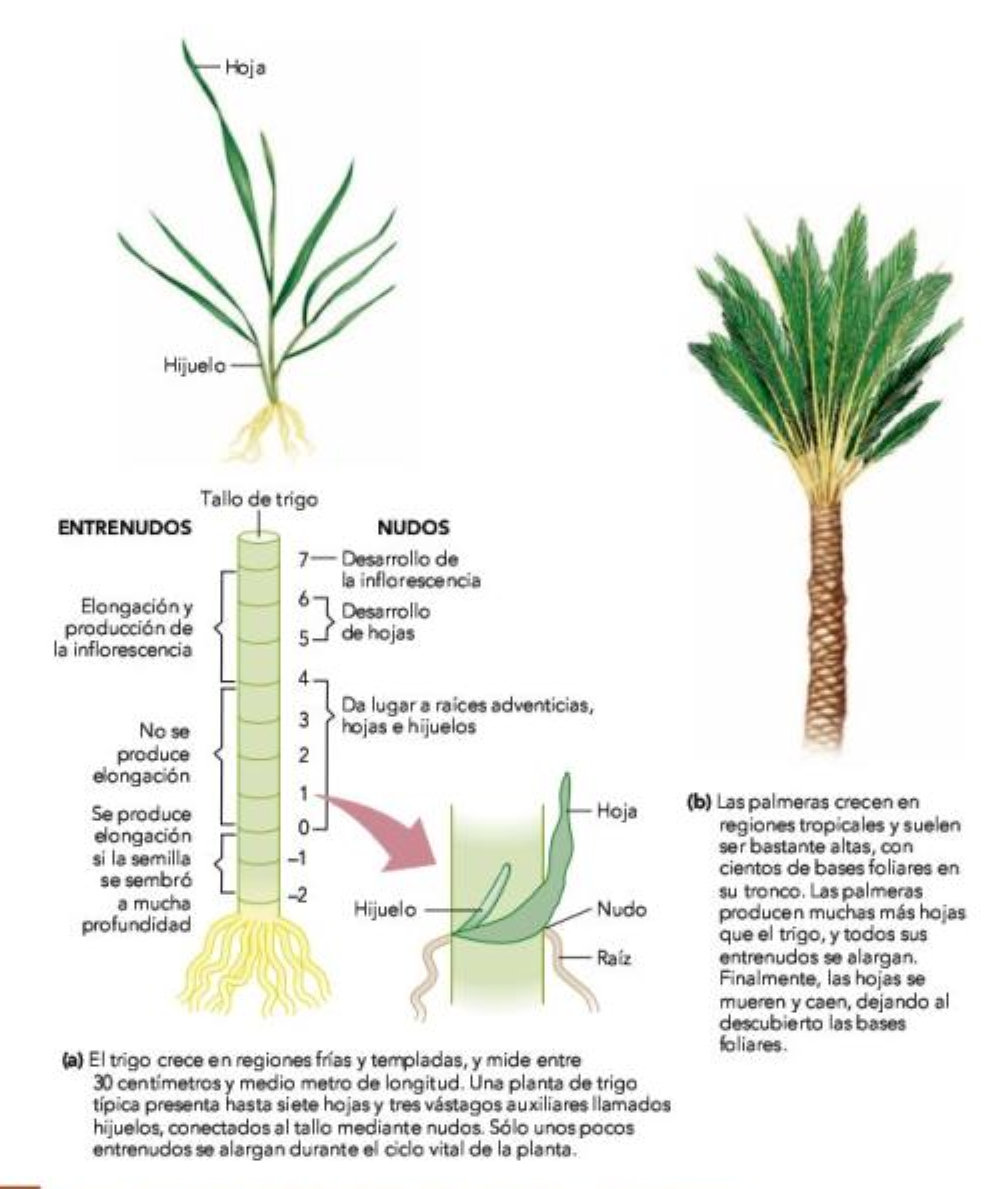
Las palmeras y el trigo son dos buenos ejemplos de cómo diferentes medios pueden modificar el tallo evolutivamente para cubrir diversas necesidades. Originarias de regiones tropicales donde las heladas son escasas o inexistentes, las palmeras gozan de una larga vida y deben competir con muchos otros vegetales por la luz solar, a menudo en exuberantes selvas tropicales. Al crecer en longitud a lo largo de los años, reciben la luz solar necesaria, y las hojas y el meristemo apical se preservan de la mayoría de los animales. En contrapartida, el trigo, que vive sólo durante un año, es típico de las montañas frías y las planicies de Oriente Medio. En estas regiones, el trigo debe enfrentarse al frío y al viento, a períodos vegetativos muy cortos y al ataque recurrente de los animales. Como los meristemos apicales del vástago se encuentran cerca del suelo durante la mayor parte del período vegetativo, el trigo puede sobrevivir a las agresiones físicas del viento seco y a la pérdida de hojas producida por el pastoreo.

El tallo del trigo y el de las palmeras difieren significativamente en el número de entrenudos y en los patrones de elongación. Cada tallo del trigo produce un vástago principal y de uno a tres vástagos auxiliares llamados *hijuelos* (Figura 4.13a). El vástago principal desarrolla alrededor de siete hojas y los hijuelos dan lugar a un número incluso menor. La mayoría de los entrenudos no se alargan desde el principio, de manera que cada meristemo apical del vástago permanece cerca del nivel del suelo hasta casi el final del ciclo vital. Gracias a la acción de los meristemos intercalares en los entrenudos, cada vástago crece desde unos centímetros hasta un metro, produciendo una inflorescencia que dará lugar a los granos de trigo cuando se produzca la polinización. La última hoja, que es también la más grande, se denomina *hoja bandera* y contribuye sobremanera a la producción de granos. Por el contrario, las palmeras desarrollan una gran cantidad de hojas, y los entrenudos se alargan poco a poco para producir el tronco, que eleva cada vez más las hojas más jóvenes cercanas al meristemo apical (Figura 4.13b). Las hojas más antiguas se mueren y caen, pero sus bases foliares permanecen en el tronco.

## Algunos tallos poseen funciones especializadas, además del sostén y la conducción

De las misma manera que numerosos vegetales poseen raíces modificadas, muchos tallos se han especializado como resultado de la evolución.

Algunos tallos modificados intervienen en la reproducción. El tallo rastrero denominado **estolón** es horizontal y superficial, como el de la planta de fresa (Figura 4.14a), y contribuye a la reproducción vegetativa. El estolón es, en su origen, una yema axilar, que da lugar a un tallo que crece por encima de la superficie del suelo para establecer un nuevo vegetal en las inmediaciones. Muchas gramíneas, como el trigo, se reproducen por medio de los hijuelos o vástagos auxiliares que se extienden a partir de los nudos de la base del vegetal, justo por debajo del meristemo apical. El tallo horizontal que recibe el nombre de **rizoma** es subterráneo (Figura 4.14b). Este tipo de tallo es




**(a)** El trigo crece en regiones frías y templadas, y mide entre 30 centímetros y medio metro de longitud. Una planta de trigo típica presenta hasta siete hojas y tres vástagos auxiliares llamados hijuelos, conectados al tallo mediante nudos. Sólo unos pocos entrenudos se alargan durante el ciclo vital de la planta.

**(b)** Las palmeras crecen en regiones tropicales y suelen ser bastante altas, con cientos de bases foliares en su tronco. Las palmeras producen muchas más hojas que el trigo, y todos sus entrenudos se alargan. Finalmente, las hojas se mueren y caen, dejando al descubierto las bases foliares.

**Figura 4.13.** **Comparación de los nudos y entrenudos del trigo y de la palmera.**
El vástago de un vegetal está formado por los entrenudos del tallo, separados por los nudos, donde se sujetan las hojas. Las principales diferencias entre el tallo del trigo y el de la palmera residen en el número de entrenudos y en cuánta elongación se produce.

típico de los lirios, donde los rizomas desarrollan nuevas hojas y tallos cada año.

Otros tallos modificados almacenan nutrientes o agua. Un tallo que contiene una reserva de nutrientes aumenta al acumular almidón en sus células parenquimáticas. El **tubérculo**, como en el caso del boniato o batata, es un tallo subterráneo compuesto principalmente por células parenquimáticas llenas de almidón, que se originan en la punta de un estolón o de un rizoma (Figura 4.14c). Los «ojos» de la patata son en realidad yemas axilares agrupadas de forma helicoidal a lo largo de la superficie de la misma. En un **bulbo**, como la cebolla, el almidón se acumula en las hojas gruesas y carnosas adheridas al tallo (Figura 4.14d). El **bulbo sólido**, como el del gladiolo, es un tallo subterráneo de reserva que presenta la forma de un bulbo, pero consiste más bien en tejido del tallo que en hojas gruesas (Figura 4.14e). Los tallos gruesos que almacenan agua también son típicos de algunos vegetales

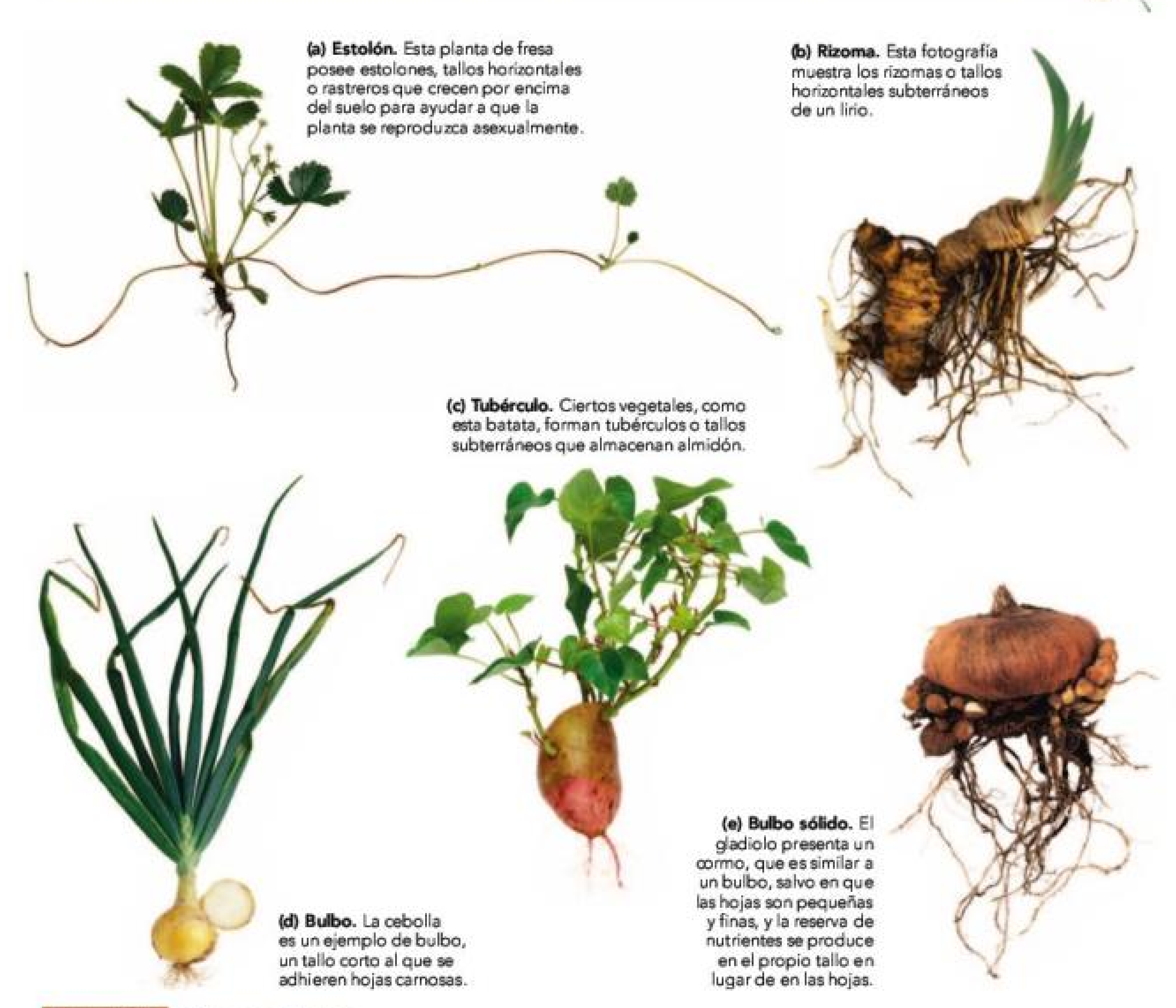



**Figura 4.14.** Tallos modificados.

desérticos, sobre todo los cactus, donde las espinas son en realidad hojas modificadas sujetas a un tallo carnoso. En el cuadro de la página siguiente, *Las plantas y las personas* se describen algunos tallos y hojas de gran importancia como cultivos.

## Repaso de la sección

1. **¿En qué se diferencian el crecimiento del tallo y el crecimiento de la raíz?**
2. **Describe los tipos básicos de estelas que se dan en el tallo.**
3. **¿Qué es la filotaxis?**
4. **¿Qué revelan las diferencias entre la palmera y la planta de trigo sobre el crecimiento del tallo?**
5. **¿En qué se parece un tallo modificado a una raíz modificada?**

# Las hojas

El tallo da lugar a las hojas y a estructuras reproductoras como las flores y las piñas que, en términos evolutivos, son vástagos modificados. En el Capítulo 6, analizaremos las

## LAS PLANTAS Y LAS PERSONAS

### Deliciosos tallos y raíces

En todo el mundo, los granos de cereales como el arroz, el trigo o el maíz representan la principal fuente de alimento para el ser humano. Empero, los cultivos de tubérculos, ya sean de tallos, como la patata y el ñame, o raíces, como la batata y la mandioca, completan la lista de los seis cultivos que en conjunto suplen el 80% de las calorías que necesita el ser humano. Los cultivos de raíces son más ventajosos que los cultivos de semillas. Se puede obtener con facilidad una gran cosecha sin mecanización, y los cultivos de raíces se almacenan provechosamente sin necesidad de procesamiento o secado. Con todo, su alto contenido en humedad los hace más pesados que los granos de cereales y, por consiguiente, su transporte resulta más caro. Desde el punto de vista nutricional, los cultivos de tubérculos contienen mucho almidón y calorías, pero carecen a menudo de las proteínas o grasas suficientes en comparación con los cultivos de granos de cereales.

Mandioca

El cultivo subterráneo más extendido es la patata (*Solanum tuberosum*), que constituye la principal fuente de almidón en los países desarrollados. La patata, originaria de la Cordillera Andina sudamericana, es un vegetal de clima frío y no suele darse bien en los Trópicos. Después de que los colonizadores españoles la trajeran a Europa en el siglo XVI, se convirtió en un cultivo muy importante en muchos países europeos, especialmente en Irlanda. Cuando en la década de 1840, el hongo de la roya de la patata asoló los cultivos de toda Europa, la población de Irlanda decreció un 50%, pues muchos irlandeses murieron de hambre o emigraron. Aunque a veces se dice que es un cultivo de raíz, la patata es en realidad un tubérculo. Las yemas que produce el tallo reciben el nombre de «ojos», y el trozo de patata que contiene un ojo (o brote) es el encargado de propagar la planta.

La mandioca (*Manihot esculenta*) es el cultivo de raíz más importante en los países tropicales, donde no se da la patata. Los indígenas de América del Sur fueron los primeros en cultivar la mandioca, también conocida como yuca. Representa la principal fuente calórica para más de


Plantación de taro en Molokai, Hawaii.

300 millones de personas, pues tanto la raíz de reserva como las hojas son comestibles. La mandioca se puede moler para fabricar el ingrediente base del pudín tapioca.

La planta de la batata (*Ipomoea batatas*), también originaria de América del Sur, tiene una raíz de reserva de gran tamaño, que puede cocerse, hornearse o freírse. Las batatas fritas se hacen pelando las batatas, cortándolas en rodajas y friéndolas.

A veces, a las batatas se les llama ñames, pero en realidad los ñames pertenecen al género *Dioscorea*. Originarios del Lejano Oriente, los ñames son tubérculos que probablemente ostenten el título del mayor vegetal del mundo, ya que algunos pueden llegar a pesar hasta 318 kilos.

El taro (*Colocasia esculenta* o *Xanthosoma sagittifolim*) presenta un bulbo sólido rico en almidón y azúcar. La mayor parte de la producción proviene de África. El plato tradicional hawaiano poi contiene raíces de taro cocidas al vapor, aplastadas, fermentadas y en ocasiones condimentadas. El tipo poi «un dedo» es bastante consistente, mientras que poi «tres dedos» es más blando (la consistencia se mide por el número de dedos que se utilizan para comerlo).

estructuras reproductoras, mientras que a continuación nos centraremos en la estructura y funciones de las hojas.

Los primeros vegetales eran sistemas de tallos fotosintéticos, y las hojas evolucionaron a partir de ramas situadas en un mismo plano que crecieron juntos. De este modo, las hojas se convirtieron en los principales órganos fotosintéticos de un vegetal. Sin embargo, como veremos ahora, las hojas también desempeñan otras funciones muy importantes.

## Un primordio foliar se desarrolla mediante división, crecimiento y diferenciación celulares hasta convertirse en una hoja

Al principio de este capítulo vimos cómo las hojas se originan en el meristemo apical del vástago en forma de protuberancias de tejido llamadas *primordios foliares*. A continuación analizaremos con mayor detalle cómo estos primordios se convierten en hojas.

La formación de una protuberancia en un flanco del meristemo apical del vástago aporta el primer indicio de que aparecerá una nueva hoja (Figura 4.15). A medida que el meristemo apical crece y se aleja, las células de dicha protuberancia se alargan hasta que aparece un primordio foliar plano. El primordio se expande mediante división y crecimiento celulares, dando lugar a un pecíolo delgado y a un **limbo**, que es la parte plana de la hoja. Con frecuencia, los pecíolos presentan dos pequeñas laminillas de aspecto foliar llamadas **estípulas**, que están unidas al nudo. Un pecíolo puede ser de forma parecida a un tallo o a una hoja, de manera que a veces no existe una demarcación clara entre el pecíolo y la hoja, sobre todo a medida que el pecíolo se acerca al limbo y adquiere progresivamente un aspecto más foliar. Algunas hojas, denominadas **sésiles**, carecen de pecíolos y están directamente unidas al tallo (Figura 4.16). Este tipo de hoja es muy común en las Monocotiledóneas, donde la base de la hoja rodea el tallo formando una vaina.

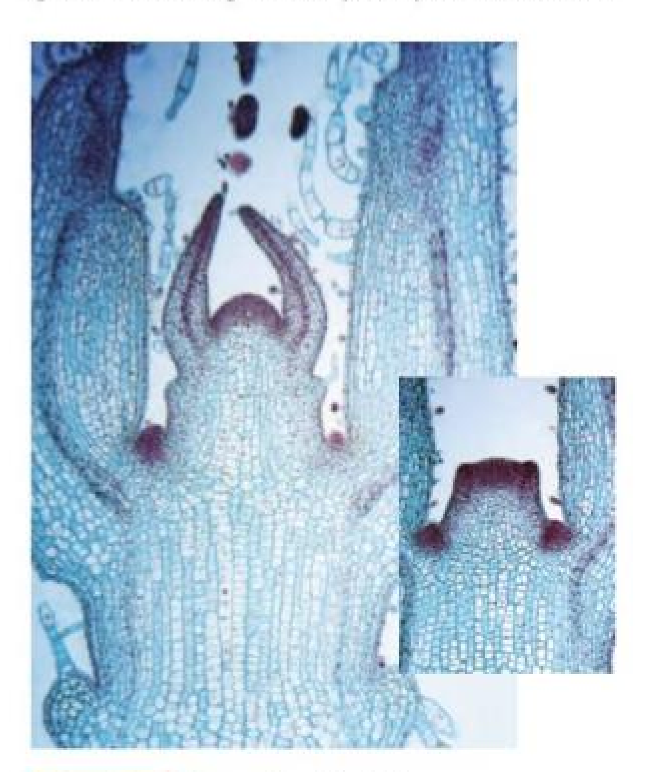


**Figura 4.15. Formación de la hoja.**

Las nuevas hojas aparecen primero como pequeñas protuberancias en el flanco del apéndice del vástago. Esta fotomicrografía muestra una sección longitudinal de la punta del vástago de *Coleus blumei*. Las dos protuberancias se convertirán en hojas opuestas, características de esta especie. Las protuberancias se alargan hasta convertirse en primordios foliares planos, unidos al tallo por pecíolos con forma de tallo. La protodermis, el procámbium y el meristemo fundamental se originan a partir del meristemo apical. Estos primordios ya presentan bandas procambiales diferenciadas que se extienden en sentido descendente para conectar con la estela del tallo.

En la región del primordio que da lugar al limbo surgen protuberancias longitudinales de células divisibles que se desarrollan a cada lado del primordio. Si estas dos protuberancias producen nuevas células de forma pareja, el borde del limbo, llamado *margen*, será liso y uniforme. Si hay varios grados de división celular en diferentes partes de ambas crestas, el resultado será un margen foliar desigual. Algunas veces, estas protuberancias de células divisibles reciben el nombre de *meristemos intercalares* o *marginales*.

## La epidermis de la hoja proporciona protección, además de regular el intercambio de gases

La epidermis de la hoja, que es una capa única de células procedentes de la protodermis, evita que la hoja pierda agua y la protege de abrasiones y de la intrusión de hongos o bacterias causantes de enfermedades. La epidermis también regula el intercambio de gases, como el $CO_2$, el $O_2$ y el vapor de agua, que la hoja o bien necesita o bien fabrica. Normalmente, la epidermis no es fotosintética.

Como la principal función de las hojas es la de realizar la fotosíntesis, la superficie de ésta tiene que maximizar la absorción de luz solar, lo que también conlleva una pérdi-



**Figura 4.16. Hojas sésiles.**

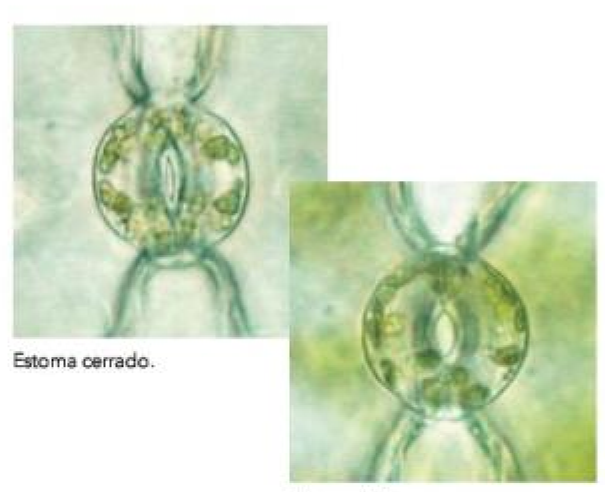
Las hojas unidas directamente al tallo, es decir, carentes de pecíolo, reciben el nombre de *sésiles*. A menudo, las hojas sésiles forman una vaina alrededor del tallo.

da de agua. Para contrarrestar esta pérdida, la epidermis de la hoja produce normalmente una cutícula externa de cera y de cutina, una sustancia grasa impermeable.

Algunas plantas producen una capa de cera por encima de la cutícula, lo que proporciona protección extra contra la pérdida de agua. La cutícula y su capa externa de cera son también una superficie resbaladiza que previene la adherencia y germinación de esporas de hongos y evita que muchos insectos se posen.

En ocasiones, las células epidérmicas poseen numerosos pelos foliares. Algunos de estos tricomas, que hacen que la hoja sea pubescente (vellosa), la protegen contra la pérdida de agua y el exceso de acumulación de calor. Otros contienen sustancias tóxicas que repelen los insectos y otros animales que se alimentan de hojas.

Para controlar el movimiento de vapor de agua, $CO_2$ y $O_2$, las hojas poseen **estomas** (del griego *stoma*, que significa «boca»), y cada uno consiste en un poro regulado por dos células epidérmicas denominadas **células oclusivas** o células guarda, cada una a un lado del poro. A menudo, los estomas se presentan en mayor número en el envés de la hoja, donde están a resguardo de temperaturas elevadas y acumulan menos polvo y esporas fúngicas (Figura 4.17). A través de los estomas, el $CO_2$ penetra en la hoja para incorporarse mediante fotosíntesis a los carbohidratos, mientras que el vapor de agua y el oxígeno abandonan la hoja en grandes cantidades. El oxígeno, que es producido mediante fotosíntesis y es necesario para la respiración, abandona o accede a las hojas dependiendo del momento del día.


Estoma cerrado.

Estoma abierto.

**Figura 4.17.** Epidermis foliar.

Los estomas son poros presentes en la epidermis foliar rodeados por dos células oclusivas, que son fotosintéticas y contienen numerosos cloroplastos. Estas micrografías muestran el cambio en la forma de las células oclusivas, causado por la toma de agua, la cual provoca la apertura de los estomas.

Cuando las células oclusivas toman agua, las bandas de celulosa de sus paredes celulares hacen que se hinchen y se curven de manera que el estoma se abre. Cuando las células oclusivas pierden agua, el estoma se cierra. En la mayoría de los vegetales, la cantidad de agua en una hoja es un importante factor para saber si los estomas están abiertos o cerrados. Por ejemplo, las altas temperaturas y los fuertes vientos tienden a secar la hoja y provocan que el estoma se cierre. Las altas concentraciones de $CO_2$ dentro de la hoja también pueden hacer que el estoma se cierre, indicando al vegetal que ya hay suficiente $CO_2$ para la fotosíntesis. Veremos más detalles sobre los factores que controlan la apertura y cierre de los estomas en los Capítulos 8 y 10.

La transpiración, o evaporación de agua a través de los estomas, funciona como un mecanismo de succión que trae el agua y los minerales desde la raíz hasta el tallo. De hecho, el vegetal debe perder agua de las hojas para provocar la subida de agua desde la raíz. Como la transpiración proporciona más agua de lo que el vegetal necesita, el proceso supone una ganancia neta de agua para el mismo.

El proceso de evaporación también refresca las hojas, que de otro modo se calentarían demasiado debido a la exposición directa al Sol. La superficie foliar en sí misma funciona como un radiador directo del calor. La pérdida de calor de las hojas es esencial en el momento en que los estomas se cierran, para evitar que el vegetal sufra una pérdida de agua excesiva.

## El mesófilo, tejido fundamental de las hojas, se encarga de llevar a cabo la fotosíntesis

La fotosíntesis en una hoja tiene lugar en el tejido fundamental clorenquimático denominado **mesófilo** (del griego *mesos*, «medio», y *phyllon*, «hoja»), que se encuentra entre las capas superiores e inferiores de la epidermis (Figura 4.18). Las células del mesófilo contienen cloroplastos y están especializadas en la fotosíntesis. Ocasionalmente, las células del mesófilo muestran una forma alargada y se alinean por debajo de la epidermis, en una disposición conocida como **mesófilo en empalizada**, también denominada *parénquima en empalizada* (del latín *palus*, que significa «palo» o «estaca»). Para entender mejor esta disposición, basta con pensar en una valla de madera, cuyas estacas se disponen alineadas, pero no se

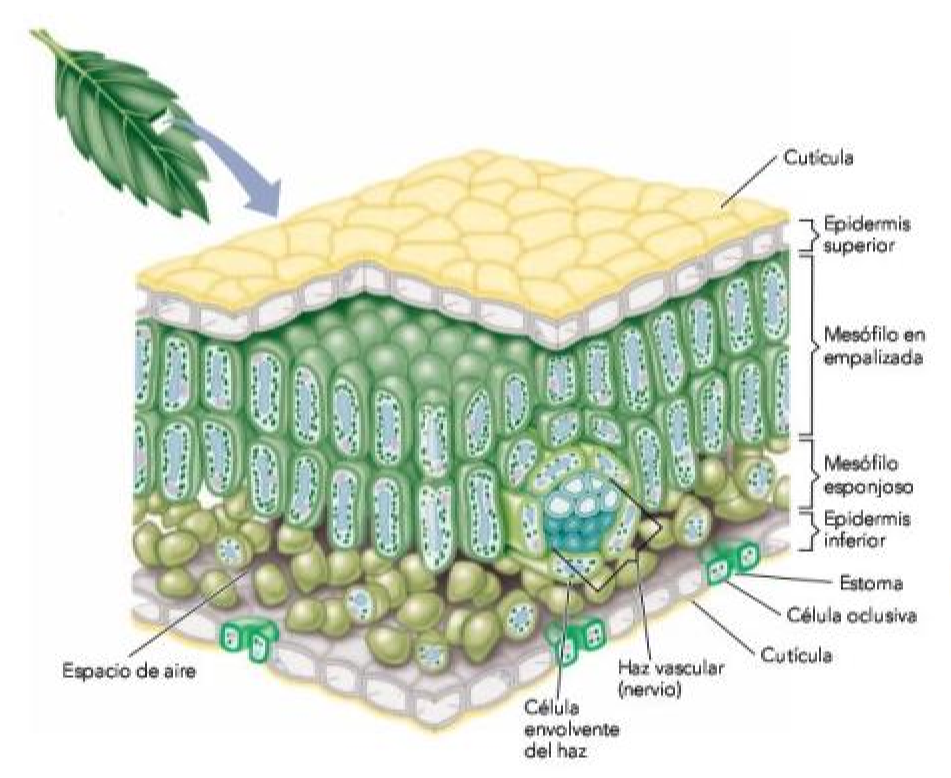



**Figura 4.18.** **Mesófilo de la hoja.**

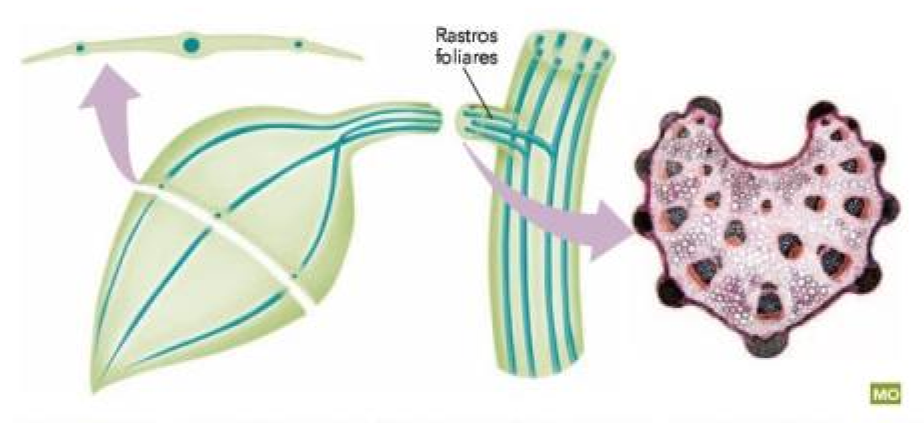
En esta sección transversal de hoja común, se observan dos capas de mesófilo en empalizada que revisten una capa de mesófilo esponjoso.

tocan. Las capas en empalizada suelen estar formadas por una sola capa de células, aunque una luz solar intensa puede dar lugar a múltiples capas. En muchas Dicotiledóneas, las capas en empalizada aparecen justo por debajo de la capa superior de la epidermis, que es la parte más expuesta a la luz. Bajo el mesófilo en empalizada se encuentra el **mesófilo esponjoso**, también llamado *parénquima esponjoso*. El mesófilo esponjoso consiste en células fotosintéticas organizadas laxamente, de tal manera que hay suficiente espacio entre ellas para permitir la difusión de $CO_2$ desde los estomas hasta las otras partes de la hoja. En algunos vegetales donde el limbo es vertical, el mesófilo en empalizada aparece en ambas caras de la hoja, y el mesófilo esponjoso se presenta en el centro o es incluso inexistente. Generalmente, la mayoría de los cloroplastos se localizan en el parénquima en empalizada y, por tanto, la mayor parte del proceso fotosintético de una hoja se produce en el mismo.

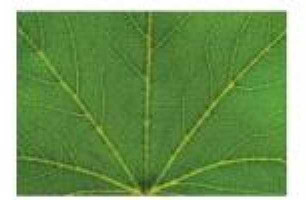
## El tejido vascular de una hoja se dispone en forma de nervios

El tejido vascular de cada hoja se conecta con el tejido vascular del tallo. En cada nudo del tallo suele haber dos o más haces vasculares denominados **rastros foliares**, que abandonan el tejido vascular principal del tallo y atraviesan un pecíolo conector para llegar al limbo. Una vez dentro del pecíolo y del limbo, los haces vasculares se dicen **nervios foliares** y son una continuación de los haces vasculares del propio tallo (Figura 4.19a). Los nervios foliares se forman debido a la influencia de hormonas vegetales, en particular, de la auxina. La parte del nervio que da al haz de la hoja suele estar compuesta de xilema, mientras que la parte del nervio que da al envés suele estar compuesta de floema. Además de conducir agua, minerales y nutrientes, los nervios proporcionan sostén a la hoja, y en ocasiones cuentan con **células envolventes del haz** alrededor de ellos para incrementar la fuerza y la protección.

Existen asimismo dos disposiciones típicas de nervios foliares, conocidas como nervadura reticulada y nervadura paralela. La mayoría de las Dicotiledóneas y los helechos presentan **nervadura reticulada** (Figura 4.19b), en la que los nervios foliares forman redes ramificadas. Las hojas de la mayoría de las Monocotiledóneas y Gimnospermas presentan **nervadura paralela** (Figura 4.19c), también conocida como *nervadura estriada*, en la cual los nervios se disponen en grandes líneas paralelas a lo largo de los bordes foliares.




**(a)** En el pecíolo y en el limbo, los rastros foliares se convierten en nervios y pueden ramificarse y conectarse. Tal y como se muestra en esta sección transversal del pecíolo de una zanahoria, hay gran cantidad de rastros foliares.



**(b)** Nervadura reticulada.



**(c)** Nervadura paralela.

**Figura 4.19.** Rastros foliares y nervaduras.

## La forma y disposición de las hojas obedecen a causas medioambientales

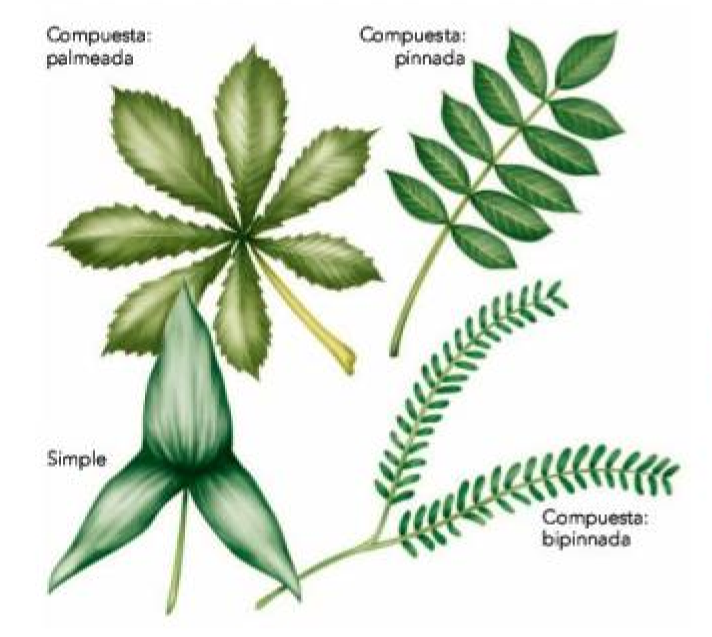
La forma, el tamaño y la disposición de las hojas ayudan a los vegetales a llevar a cabo la fotosíntesis y a cubrir otras necesidades. Las diversas formas y estructuras foliares, determinadas genéticamente, reflejan las características que han permitido que los vegetales sobrevivan en diferentes medios. Las hojas pueden ser grandes o pequeñas, numerosas o escasas, gruesas o finas, y persistentes o efímeras, dependiendo de la especie, de las necesidades fotosintéticas y del entorno. Por ejemplo, las hojas gruesas de muchas plantas desérticas almacenan agua para aumentar la supervivencia de éstas.

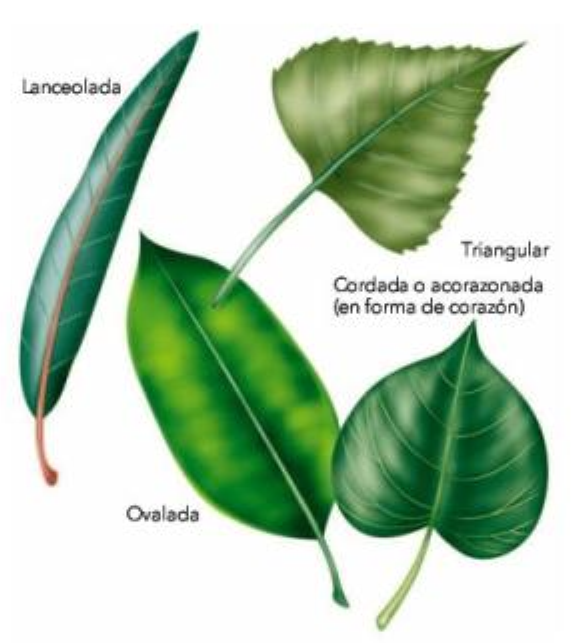
En las guías de identificación de vegetales, los rasgos clave utilizados para describir las hojas se refieren al limbo, simple o dividido; la forma de la hoja; las características del margen foliar, y la nervadura. Por ejemplo, una **hoja simple** consiste en un limbo con el margen entero o bien más o menos dividido en lóbulos o dientes. En una **hoja compuesta**, el limbo está dividido en folíolos. En una hoja compuesta palmeada, los folíolos están unidos a la punta del pecíolo y se despliegan como los dedos de una mano abierta. En una hoja compuesta pinnada, los folíolos forman filas en los lados opuestos al eje, como si la hoja fuese una pluma. Como se puede apreciar en la Figura 4.20, éstas son sólo unas pocas de las variaciones existentes.

De manera general, las hojas grandes con limbos finos y lisos se dan en ambientes con temperaturas bajas, niveles de luz bajos, húmedos y carentes de viento. La mayor superficie compensa el bajo nivel de luz. Las hojas pequeñas con márgenes variables se dan en ambientes con temperaturas más templadas, niveles de luz elevados, secos y con vientos fuertes. El pequeño tamaño minimiza los golpes del viento, y los márgenes variables desvían al viento de la hoja. Las hojas que crecen al Sol tienen una estructura interna algo diferente a la de aquéllas que crecen en la sombra. Las hojas de algunos vegetales pueden orientarse a sí mismas en relación con la luz. La planta al compás (*Silphium laciniatum* o *Lactuca biennis*) se denomina así debido a que el haz de sus hojas se orienta hacia el este y hacia el oeste. A mediodía, el Sol alcanza los bordes foliares, que al girarse evitan un sobrecalentamiento en el momento más caluroso del día.

Las hojas de los vegetales se adaptan al viento de diversas maneras. Algunos vegetales, como los pinos, tienen ho-









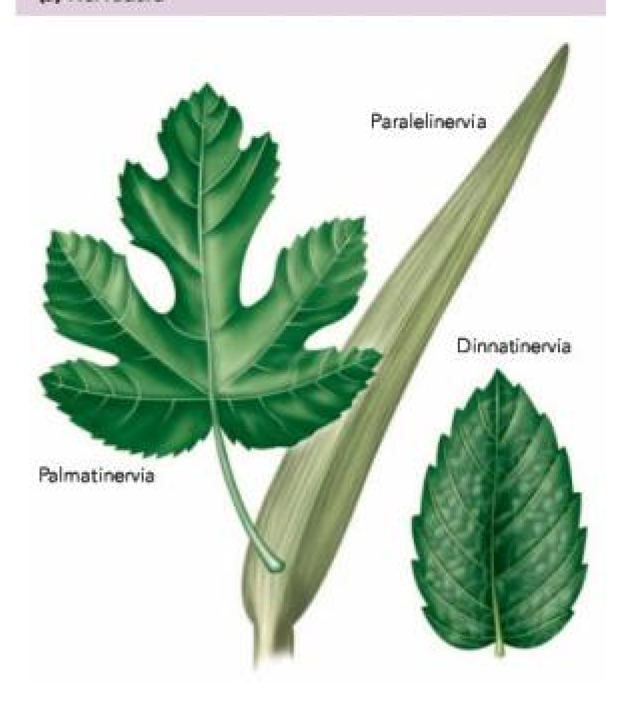



**Figura 4.20.** **Estructura externa de la hoja.**

Las características de la estructura externa de una hoja recogen detalles tales como si el limbo es simple (sencillo) o compuesto en foliolos, la forma de cada limbo, la forma del margen o borde foliar, y el tipo de nervadura.

jas puntiagudas y pequeñas que presentan una resistencia mínima al viento. Otros vegetales simplemente pierden sus hojas durante los períodos ventosos, pero éstas vuelven a crecer más tarde. Algunos vegetales enrollan sus grandes hojas formando estructuras cónicas que apuntan al viento, evitando así la resistencia. Las hojas del álamo temblón pueden moverse con el viento gracias a que sus pecíolos son planos y se posicionan en ángulo recto con respecto a los limbos, permitiendo que las hojas roten. Los álamos temblones se agitan y vibran con el viento, emitiendo un sonido rumoroso muy característico.

## La zona de abscisión se origina en el pecíolo de una hoja caduca

Las plantas que pierden todas sus hojas en ciertas estaciones del año se conocen con el nombre de **caducifolios** (del verbo latino que significa «caerse»). Algunos ejemplos de árboles de hoja caduca de zonas templadas son el arce y el sicómoro, ambos dicotiledóneas. En las regiones tropicales donde se alternan las estaciones secas y las lluviosas, muchos arbustos y árboles pierden sus hojas en el período que transcurre entre las estaciones lluviosas.

En los vegetales de hoja caduca, las áreas donde las hojas se separan del vegetal se conocen con el nombre de **zonas de abscisión** (del verbo latino que significa «cortar»). Generalmente, estas zonas se forman cerca del nudo donde el pecíolo se une al tallo en los vegetales de zonas templadas, en respuesta a los días más cortos y al tiempo más seco y frío (Figura 4.21). Estos cambios en el medio desencadenan la producción de hormonas que inician una serie programada de procesos químicos. Después de que las pequeñas moléculas útiles regresen de las hojas al tallo, las reacciones químicas dan lugar a la capa de separación de la zona de abscisión, en la que las laminillas medias y las paredes celulares se debilitan. Poco a poco, el peso de la hoja y la fuerza del viento hacen que la hoja se separe. No obstante, antes de la separación, se forma una capa protectora en el lado de la zona de abscisión más cercano al cuerpo principal del vegetal, evitando así la intrusión de bacterias u hongos causantes de enfermedades. En el Capítulo 11, leeremos más sobre los procesos químicos relacionados con la abscisión de la hoja.

La mayoría de los pinos y otras Coníferas son árboles **perennifolios**, a pesar de que pierden sus hojas gradualmente después de algunos años. Las acículas de los pinos se mantienen fotosintéticamente activas durante 1 ó 2 años, ocasionalmente incluso durante una docena de años o más, dependiendo de la especie y de las condiciones del entorno. Se podría pensar que las hojas que persisten durante un año requieren menos energía que las que se renuevan cada año. Con todo, mantener las hojas durante una temporada fría o seca también requiere energía y supone muchas restricciones en lo que a forma y estructura foliares se refiere. Por ejemplo, las acículas del pino tienen unas cutículas extremadamente gruesas y otras adaptaciones estructurales que evitan la pérdida de agua durante el seco invierno. Las acículas del pino son hojas muy finas, a las que el hielo o la nieve no dañan fácilmente, pero, en cambio, presentan un área muy reducida para realizar la fotosíntesis.

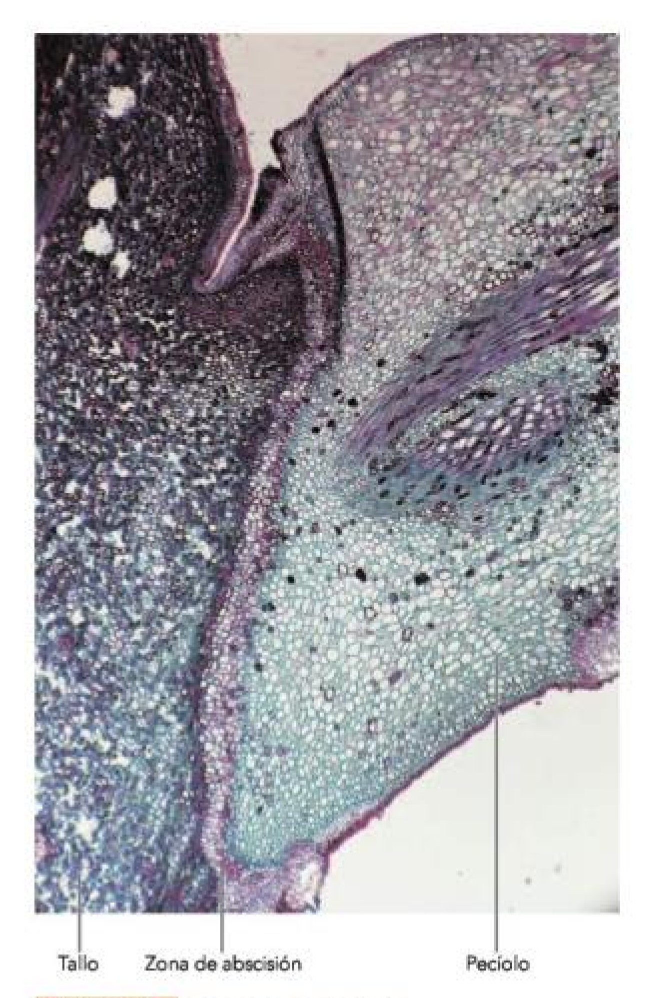



**Figura 4.21. Abscisión de la hoja.**
En los vegetales de hoja caduca, la abscisión de la hoja se produce tras la formación de una zona de abscisión en el pecíolo, generalmente cerca del nudo.

## Algunas hojas poseen funciones especializadas, además de la fotosíntesis y la transpiración

Los vegetales han modificado las hojas para que desempeñen una serie de funciones específicas. Las hojas resistentes a las sequías presentan adaptaciones con el fin de disminuir la pérdida de agua. Los vegetales que se dan en ambientes secos y desérticos se conocen con el nombre de **xerófitos** (del griego *xeros*, «seco», y *phyton*, «vegetal»). Algunos vegetales desérticos sólo producen hojas durante e inmediatamente después de las estaciones lluviosas breves. Otros forman hojas o tallos gruesos y suculentos que retienen el agua durante los períodos secos. Las hojas de los vegetales desérticos suelen tener cutículas gruesas y estomas hundidos. Este tipo de estomas están protegidos del viento, minimizando así la pérdida de agua. Algunos vegetales presentan densas capas de tricomas que dan a la hoja un color blanco y un aspecto lanoso. Los tricomas reducen la pérdida de agua y evitan que la hoja se sobrecaliente.

Las hojas protectoras se traducen en afiladas protuberancias que disuaden a los animales que quieren alimentarse del vegetal. Las **espinas** son hojas o estípulas modificadas y afiladas (Figura 4.22a). Algunas **espinas** se describen como hojas modificadas, pero en realidad son tallos modificados que surgen a partir de las yemas axilares que se encuentran donde la hoja se une al tallo. Las **capas de células espinosas** no son ni hojas ni tallos modificados, sino protuberancias que desarrollan las células de la epidermis o del córtex.

Algunas plantas trepadoras forman **zarcillos**, que son formas finas y largas con capacidad de enrollarse en espiral, que se adhieren a una estructura de soporte. Normalmente, los zarcillos son hojas modificadas, como en el caso de la planta del guisante (Figura 4.22b), pero en algunos vegetales, las estípulas o los tallos pueden convertirse en zarcillos, como los tallos modificados de las viñas. Con frecuencia, los zarcillos que son tallos producen hojas. Los zarcillos siguen un tipo de crecimiento llamado **tigmotropismo** (del griego *tigma*, «contacto»). Cuando un zarcillo toca un objeto, el lado opuesto del mismo empieza a crecer rápidamente hasta que logra torcerse alrededor de lo que ha tocado. La cantidad de crecimiento depende del grado de estimulación, así que es necesario un contacto continuo para que el zarcillo se envuelva firmemente alrededor del objeto.

Las hojas flotantes se dan en plantas como los nenúfares, que poseen hojas con cámaras de aire extra entre las células del mesófilo esponjoso, contribuyendo a que las hojas floten. También presentan menor cantidad de tejido vascular, ya que no tienen la necesidad de hacer ascender el agua desde la raíz, y tampoco necesitan mucho sostén. Por ende, los estomas de las hojas de las plantas flotantes, como los nenúfares, suelen encontrarse en el haz, en lugar de en el envés de las hojas. El nenúfar gigante del Amazonas, o *Victoria amazonica*, posee unas enormes hojas flotantes que pueden soportar el peso de un niño.

Las hojas **carnosas**, son características de las plantas suculentas que crecen en el desierto de Kalahari, en el sur de África (Figura 4.22c). Estos vegetales resuelven los problemas que conllevan las áridas y calurosas condiciones del desierto enterrándose en la arena, con sus hojas apenas sobresaliendo por encima del terreno. El extremo de cada hoja, de quizás un centímetro de diámetro, contiene una cutícula de cera transparente que hace las veces de «ventana» para dejar pasar la luz. La luz atraviesa varias capas celulares transparentes de reserva de agua antes de llegar a las células fotosintéticas, que bordean la parte exterior de las hojas a mayor profundidad. Se podría pensar que las «ventanas» absorben la luz para incrementar la fotosíntesis de las hojas subterráneas. Sin embargo, las investigaciones al respecto demuestran que, cuando las «ventanas» se bloquean con cinta reflectante, el nivel de $CO_2$ absorbido por éstas no disminuye de manera significativa. Por lo tanto, aún no se comprende del todo el significado ecológico de las «ventanas».

Las **brácteas** son hojas modificadas que aparecen en la base de las flores, pero no son parte de las flores en realidad. Por ejemplo, las flores de Pascua (*Euphorbia pulcherima*) poseen brácteas rojas o blancas (Figura 4.22d). En los cornejos, las grandes brácteas blancas o rosas destacan mucho más que las flores.

En numerosos vegetales, las hojas pueden ser un medio de reproducción asexual. Por ejemplo, si se extrae la hoja o el tallo de una violeta africana o de un cóleo, este esqueje puede enraizar tanto en agua como en tierra. Se puede recurrir a una hormona inductora del crecimiento de la raíz para acelerar la velocidad y la intensidad del enraizamiento, con el fin de que la hoja con raíces, denominada «esqueje foliar», pueda plantarse en el suelo.

Las plantas de Begonia rex pueden reproducirse a partir de discos foliares que se extraen de las hojas y se colocan en papel de filtro humedecidos, donde las raíces surgirán a partir de los nervios seccionados del disco. Otro método consiste en colocar una hoja en el suelo y realizar secciones en los nervios más grandes, donde las raíces surgirán en las condiciones de humedad apropiadas. Con cualquiera de ambos métodos, las hojas que se extraen de



**(a) Espinas.** Cuando las hojas o las estructuras asociadas a éstas producen proyecciones afiladas, se conocen con el nombre de espinas. Por ejemplo, el agracejo (*Berberis dictophylla*) produce espinas a partir de sus hojas.



**(b) Zarcillos.** Los zarcillos son hojas, estípulas o tallos modificados. En esta planta de guisante (*Pisum sativum*) el extremo de la hoja se ha convertido en un zarcillo, mientras que la base sigue teniendo forma de hoja. Si el zarcillo no toca un objeto, se tuerce alrededor de un eje central imaginario.



**(c) Hojas suculentas, carnosas o jugosas.** Las hojas suculentas se dan en unos pocos vegetales que crecen en regiones secas de altas temperaturas, como es el caso de *Haworthia coeperi*. La mayor parte de la planta, incluyendo la hoja, está enterrada en el suelo o en la arena. La parte superior de la hoja está expuesta al Sol y su superficie transparente, que actúa como una «ventana», recibe la luz que se transmite hasta la parte subterránea de la hoja, donde se produce la fotosíntesis.



**(e) La lengua de suegra** (*Sansevieria*) enraíza y florece muy rápido cuando las estacas de las hojas se plantan en compost.



**(d) Brácteas.** El rojo brillante de esta flor de Pascua no proviene de los pétalos de la flor, sino de las hojas modificadas llamadas *brácteas*, que se encuentran en la base de la flor. La flor de Pascua no tiene en realidad pétalos.

**Figura 4.22.** Hojas modificadas.

EVOLUCIÓN

## Hojas que «comen» insectos

¿Por qué hay algunas plantas cuyas hojas «comen» insectos? La respuesta tiene que ver con el nitrógeno y con el entorno. Por lo general, los vegetales obtienen el nitrógeno del suelo, amparándose con frecuencia en las bacterias fijadoras de nitrógeno. Sin embargo, los pantanos y las ciénagas disponen de muy poco nitrógeno, pues el medio ácido no es el más apropiado para el desarrollo de bacterias fijadoras de nitrógeno. Los epifitos, que suelen crecer sobre otros vegetales en lo más alto de las selvas tropicales, carecen también del nitrógeno suficiente. Se calcula que más de 200 especies de plantas han modificado sus hojas para atrapar insectos como fuente de nitrógeno alternativa. Entre estos vegetales, se encuentran la lentibularia común, la drosera, la venus atrapamoscas y la sarracenia.

La lentibularia común (*Utricularia vulgaris* y especies próximas) es una planta acuática que produce pequeñas cámaras con una trampilla. Las cámaras, que suelen tener menos de medio centímetro de diámetro, abren sus puertas cuando un insecto acuático roza uno de sus cuatro pelos rígidos. El agua fluye hacia el interior de la cámara, arrastrando al insecto. La trampilla se cierra y las enzimas digieren a la desafortunada víctima.

Las hojas de la drosera (*Drosera rotundifolia* y especies próximas) producen unos pegajosos pelos con una cobertura mucilaginosa, que atraen y atrapan a los insectos. Una vez el insecto está adherido a los pelos, la hoja se dobla a su alrededor. Las enzimas liberadas por la hoja y las bacterias asociadas digieren el insecto, y la hoja absorbe las moléculas digeridas. Tras la digestión, la hoja retoma su forma original y vuelve a segregar mucílago.

La venus atrapamoscas (*Dionaea muscipula*) posee hojas que se doblan por la mitad, con ambas mitades enfrentadas como si de un cepo se tratase. Cuando un insecto toca dos de los tres pelos activadores que hay en cada mitad, la hoja se cierra de golpe y las enzimas digieren el insecto. La suciedad que ocasionalmente puede caer en una hoja no suele permitir que ésta se cierre.

Diversos géneros de las sarracenias presentan hojas en forma de jarrón que recogen el agua. Las glándulas alrededor de los bordes segregan un néctar que atrae a los insectos. A menudo, los insectos caen en la trampa y se ahogan. Numerosas sarracenias presentan cerdas que apuntan hacia el interior, lo cual imposibilita la huida. En Malasia, algunas especies de ranas trepadoras depositan sus huevos en estas trampas, asegurándose así que la descendencia contará con suficiente agua y nutrientes. Los huevos producen enzimas que evitan la acción de las enzimas digestivas de la planta.



Drosera.



Sarracenia.

la planta madre pueden producir raíces y yemas a partir de las superficies seccionadas de los pecíolos o los nervios de los limbos, sobre todo si las condiciones de humedad son las correctas y las hojas son suculentas.

Las hojas insectívoras de diversas formas, los digieren para convertirlos en pequeñas moléculas que luego absorben para proporcionar nitrógeno al vegetal. El cuadro *Evolución* de la página anterior proporciona información sobre algunos de estos tipos de hojas modificadas.

## Repaso de la sección

1. **Describe cómo una hoja forma un primordio foliar.**
2. **¿Cuáles son las funciones de la epidermis de la hoja?**
3. **¿Cuál es la diferencia entre el mesófilo en empalizada y el mesófilo esponjoso?**
4. **Cita algunos ejemplos de hojas que se hayan adaptado a entornos específicos.**
5. **Describe tres tipos de hojas modificadas.**

# RESUMEN

## La raíz

**Un sistema radical axonomorfo o primario penetra más profundamente en el suelo que un sistema radical fasciculado (págs. 83-84)**

Un sistema radical axonomorfo posee una gran raíz principal, mientras que un sistema radical fasciculado carece de ella.

**El desarrollo de la raíz se produce cerca del ápice de la misma (págs. 84-85)**

Las células iniciales del pequeño centro quiescente del meristemo apical de la raíz producen células iniciales de sustitución y células derivadas que, a su vez, dan lugar a células especializadas.

**La cofia, caliptra o pilorriza protege el meristemo apical de la raíz y la ayuda a penetrar en el suelo (pág. 85)**

El meristemo apical de la raíz produce una cofia, caliptra o pilorriza, que protege el meristemo a medida que la raíz crece hacia el interior del suelo. Las células de la cofia producen mucigel, una sustancia viscosa que facilita el paso de la raíz a través de las partículas del suelo.

**La absorción de agua y minerales se produce fundamentalmente a través de los pelos radicales (págs. 85-86)**

En la zona de maduración, cerca del ápice de la raíz, algunas células epidérmicas se alargan para producir pelos radicales que absorben el agua y los minerales del suelo.

**La estructura primaria de la raíz se debe a su labor de obtención de agua y minerales disueltos (págs. 86-88)**

La mayoría de las raíces de Dicotiledóneas y Coníferas poseen un núcleo lobulado de xilema, con floema entre los lóbulos. La mayoría de las raíces de Dicotiledóneas tienen un núcleo de células no diferenciadas rodeado de anillos alternos de xilema y floema. Un periciclo, que da lugar a raíces ramificadas, rodea el cilindro vascular. La endodermis rodea el periciclo. La banda de Caspary evita que las sustancias entren en la estela sin pasar a través de las membranas celulares de las células de la endodermis.

**Algunas raíces poseen funciones especializadas, además de anclar el vegetal y absorber agua y minerales (págs. 88-91)**

Algunas raíces modificadas producen yemas adventicias, anclan los vegetales epífitos, proporcionan una estabilidad reforzada gracias a los contrafuertes, suministran oxígeno a las raíces de los vegetales que crecen en pantanos o ciénagas, y almacenan agua o nutrientes. Las raíces contráctiles empujan al vegetal a mayor profundidad. Las raíces parásitas, conocidas como *haustorios*, penetran en los tallos y raíces de otros vegetales.

**Las raíces establecen relaciones cooperativas con otros organismos (pág. 91)**

Las micorrizas son asociaciones mutualistas entre las raíces de los vegetales y los hongos del suelo. Los vegetales incrementan la absorción de minerales y obtienen quizás protección contra enfermedades. Los hongos obtienen materiales orgánicos provenientes de los vegetales.

## El tallo

**Los botánicos han desarrollado la teoría de zonación y la teoría túnica-cuerpo para describir el crecimiento del tallo (págs. 93)**

En ambos modelos, los meristemos apicales del vástago poseen una zona central de células iniciales de lenta división. Las células derivadas se trasladan a unas regiones de mayor división celular llamadas *protodermis*, *meristemo fundamental* y *procámbium*, y finalmente llegan a las zonas de elongación y maduración.

**En el crecimiento primario de la mayoría de los tallos, el tejido vascular forma haces independientes (págs. 94-95)**

Las secciones transversales de los tallos revelan las protostelas de algunas plantas sin semillas, las sifonostelas con intersticios foliares de algunos helechos, las eustelas con anillos de haces vasculares de la mayoría de las Dicotiledóneas y Coníferas, así como los haces vasculares dispersos de la mayoría de las Monocotiledóneas.



**Una región de transición asegura la continuidad vascular entre raíz y tallo (págs. 95-96)**
En el lugar donde tallo y raíz se encuentran, la disposición vascular de una parte se fusiona con la de la otra.

**Los primordios foliares se originan en los laterales del meristemo apical del vástago, según un patrón específico (págs. 96-97)**
Los primordios foliares se forman según un patrón previsible, o filotaxis, en los laterales de los meristemos apicales del vástago.

**Las variaciones en el tallo reflejan las diferentes tendencias evolutivas (pág. 97)**
La palmera presenta un tallo con numerosos entrenudos alargados. La planta de trigo presenta un tallo con pocos entrenudos, de los cuales sólo se alargan algunos.

**Algunos tallos poseen funciones especializadas, además del sostén y la conducción (págs. 97-99)**
Ciertos tallos primarios especializados ayudan en la reproducción vegetativa (estolones y rizomas) o almacenan almidón (tubérculos, cormos o bulbos).

## Las hojas

**Un primordio foliar se desarrolla mediante división, crecimiento y diferenciación celulares hasta convertirse en una hoja (pág. 101)**
Una protuberancia que se forma en el meristemo apical da lugar a un primordio foliar. El primordio foliar se convierte en un fino pecíolo con aspecto de tallo y en un limbo plano. En cada lado del limbo, una protuberancia de células divisibles controla la forma de la hoja.

**La epidermis de la hoja proporciona protección, además de regular el intercambio de gases (págs. 101-102)**
Las células de la epidermis producen una cutícula que reduce la pérdida de agua y la entrada de hongos y bacterias. El intercambio de $CO_2$, $O_2$ y vapor de agua con el aire se produce a través de los estomas, que son poros regulados por dos células oclusivas o células guarda.

**El mesófilo, tejido fundamental de las hojas, se encarga de llevar a cabo la fotosíntesis (págs. 102-103)**
Las células del mesófilo pueden formar filas celulares en empalizada en la parte de la hoja que más luz solar recibe. El mesófilo esponjoso permite el movimiento de gases a todas las partes de la hoja.

**El tejido vascular de una hoja se dispone en forma de nervios (pág. 103)**
Los haces de tejido vascular, denominados *nervios*, son una continuación del tejido vascular del tallo. Las Dicotiledóneas suelen presentar nervadura reticulada, mientras que las Monocotiledóneas presentan nervadura paralela.

**La forma y disposición de las hojas obedecen a causas medioambientales (págs. 104-106)**
Las hojas grandes y finas son más comunes en áreas de temperaturas frías, niveles de luz bajos, húmedas y carentes de viento. Las hojas más pequeñas con márgenes variables son más comunes en zonas de temperaturas templadas, niveles de luz elevados, secas y muy ventosas.

**La zona de abscisión se origina en el pecíolo de una hoja caduca (pág. 106)**
Los árboles de hoja caduca pierden todas sus hojas en ciertas estaciones del año. En las zonas de abscisión, el debilitamiento de las laminillas medias y de las paredes celulares es el punto de partida para la caída de las hojas.

**Algunas hojas poseen funciones especializadas, además de la fotosíntesis y la transpiración (pág. 107)**
Algunas hojas están diseñadas para resistir las sequías o para la protección. Otras están modificadas para sujetarse a estructuras o para flotar en el agua. Algunas forman coloridas brácteas que parecen ser parte de las flores, y otras pueden producir nuevos vegetales.

## Cuestiones de repaso

1. ¿Cuáles son las funciones principales de una raíz?
2. ¿Por qué un árbol que normalmente desarrolla un sistema radical axonomorfo podría desarrollar un sistema radical superficial que se extendiese a lo largo de una gran área?
3. Describe el crecimiento longitudinal de una raíz.
4. ¿Cuál es la función de los pelos radicales?
5. ¿Por qué es importante la banda de Caspary?
6. Describe algunos tipos de raíces modificadas.
7. ¿Qué son las micorrizas?
8. ¿Por qué existe una zona de transición entre el tallo y la raíz?
9. Describe algunos tipos de tallos modificados.
10. ¿Qué dos funciones desempeña la transpiración en una hoja?
11. ¿Cómo se forma una hoja?
12. Expón algunos ejemplos que reflejen la adaptación medioambiental de la forma de las hojas.
13. ¿En qué se diferencia el mesófilo en empalizada del mesófilo esponjoso?
14. Describe algunos tipos de hojas modificadas.

## Cuestiones para reflexionar y debatir

1. ¿Por qué crees que algunos vegetales son parásitos de otros?
2. ¿Por qué algunos vegetales almacenan carbohidratos en la raíz y en el tallo, y otros no?
3. Teniendo en cuenta lo que sabes sobre las células conductoras de xilema y floema, ¿por qué crees que en un sistema vascular, el xilema se suele encontrar en la parte interna y el floema en la parte externa?

4. En un mismo vegetal, ¿por qué crees que la disposición del tejido vascular de la raíz es diferente a la del tejido vascular del tallo?
5. Si la concentración de $CO_2$ en el aire sigue aumentando, ¿qué cambios podrías predecir en la futura evolución de los vegetales?
6. Algunos vegetales presentan muy poco desarrollo foliar, delegando la fotosíntesis al tallo. ¿Cómo explicarías esto?
7. Piensa en un determinado tipo de raíz, tallo u hoja modificados. Describe algunas posibles fases intermedias que hayan tenido como resultado esa modificación y explica por qué esas mutaciones podrían tener un significado selectivo para el vegetal en su ambiente.
8. Observa con atención la Figura 4.11, que muestra cómo la protostela de la raíz de un ranúnculo (Dicotiledónea) sufre una transición hacia la eustela del tallo. Dibuja un diagrama similar en el que se muestre cómo sería la transición en una Monocotiledónea.

## Conexión evolutiva

Las comparaciones entre las plantas vasculares vivas y fósiles hacen pensar a los botánicos que la eustela evolucionó a partir de una protostela más primitiva. Si es así, ¿por qué crees que las raíces de las plantas con flores han mantenido casi sin modificaciones una disposición de tejido del tipo protostela, mientras que la disposición de los tallos de las plantas con flores es del tipo eustela?

## Para saber más

Bartoletti, C. Susan. *Black Potatoes: The Story of the Great Iris Famine, 1845-1850.* Boston: Houghton Mifflin, 2001. Un relato sobre los trágicos efectos de la Gran Hambruna en Irlanda.

Bubel, Nancy. *The New Seed Starter's Handbook.* Emmaus, PA: Rodale Press, 1998. Un libro excelente sobre cómo cultivar plantas a partir de semillas.

D'Amato, Peter. *The Savage Garden: Cultivating Carnivorous Plants.* Berkeley, CA: Ten Speed Press, 1998. Este libro está escrito por un experto cultivador de plantas carnívoras.

De Kruif, Paul. *Los vencedores del hambre.* Buenos Aires: Losada, 1943. La historia de las primeras investigaciones dirigidas a encontrar variedades mejoradas del trigo y de otros cultivos.

Slack, Adrian, y Jane Gate (fotógrafa). *Carnivorous Plants.* Boston: MIT Press, 2000. Preciosas fotografías e interesantísimos detalles sobre las plantas insectívoras.

5

# Crecimiento vegetal secundario



El famoso ejemplar «milenario» de drago (*Dracaena draco*) de Icod de los Vinos, Tenerife (Islas Canarias).

## Introducción al crecimiento secundario

Los meristemos laterales, cilindros de células divisibles, producen el tejido vascular y el tejido dérmico secundarios

El cámbium vascular da origen al xilema secundario (madera) y al floema secundario

El cámbium suberoso o felógeno da origen al tejido dérmico secundario

La corteza está formada por todos los tejidos externos al cámbium vascular

## Patrones de crecimiento de la madera y la corteza

El cámbium vascular produce el xilema secundario, el floema secundario y el parénquima radial, así como mayor cantidad de cámbium vascular

La albura conduce agua y minerales, mientras que el duramen no

Los anillos de crecimiento de la madera reflejan la historia del crecimiento secundario de un árbol

La dendrocronología es la ciencia que se ocupa de datar los anillos de un árbol, así como de la interpretación climática

El patrón de crecimiento de la madera anormal o de reacción contrarresta la inclinación

El cámbium suberoso o felógeno se renueva con el crecimiento del tallo y de la raíz

Las lenticelas son poros en la corteza que facilitan el intercambio de gases

## Usos comerciales de la madera y la corteza

La madera se utiliza principalmente como combustible, para obtener productos de papel y para la construcción

La estructura de la madera puede estudiarse según tres planos de sección

Las propiedades de la madera, como la dureza y el veteado, pueden variar

El látex, la resina y el sirope de arce son algunos de los productos que pueden obtenerse de los fluidos de la madera

El corcho industrial procede de la parte gruesa externa de algunos árboles

Los árboles son un recurso natural renovable, pero limitado

Madagascar, una isla situada cerca de la costa este africana, es el hogar de algunos de los árboles más curiosos del mundo, entre los que destaca el baobab gigante (*Adansonia grandidieri*). Cuenta una leyenda africana que el baobab fue el primer árbol en ser creado y, a medida que Dios iba creando al resto de los árboles, el baobab se volvía cada vez más celoso y hablador. Para hacerlo callar, Dios arrancó al baobab del suelo y lo volvió a enterrar del revés. No en vano, cuando las ramas de los baobabs pierden sus hojas, parecen ser las raíces que se elevan al cielo.



Estos baobabs gigantes de Madagascar pertenecen a una rara especie que se encuentra amenazada.

El baobab gigante es un ejemplo de planta con crecimiento secundario, es decir, tiene madera y corteza. Sin embargo, su tronco cilíndrico, que puede alcanzar 25 metros de altura y 3 de diámetro, contiene también células parenquimáticas para almacenar agua, haciendo posible que el árbol sobreviva al seco clima de la costa oeste de Madagascar. Al vaciarlos, los troncos de los baobabs gigantes se utilizan para fabricar cabañas o incluso, como en una ocasión, para construir una celda. Por otro lado, las fibras de su corteza se utilizan en la fabricación de cuerdas, papel y textiles.

El baobab gigante es una de las 8 especies del género, de las cuales seis son endémicas de Madagascar, que ha estado geográficamente separada de la costa oriental de África desde hace más de 140 millones de años. Durante todo este tiempo, muchas especies de organismos propias de la isla han evolucionado en los manglares diferentes ecosistemas que ésta presenta, como los manglares a lo largo de la costa, los bosques tropicales, los bosques secos y los desiertos. En lo que a especies se refiere, Madagascar es una de las áreas más ricas del mundo, pues alberga cerca del 5% de todas las especies vivas de animales y vegetales. Estas últimas suman unas 10.000, de las cuales alrededor del 80% son exclusivas de la isla. Sólo la cima de una montaña puede contener 200 especies vegetales endémicas. Muchos de los vegetales y animales de Madagascar establecen interesantes mutualismos. Por ejemplo, las flores de la exótica palma del viajero (*Ravenala madagascariensis*) tienen un único polinizador: el lémur de collar blanco y negro, un primate que se alimenta de frutos y de néctar. Como el lémur es una especie amenazada, también lo es la palma. En ocasiones, el lémur también poliniza al baobab gigante, que produce grandes y aromáticas flores.



Flor del baobab gigante.

Algunas plantas leñosas, como el baobab gigante, son atípicas. Por supuesto, hay muchas otras comunes. Las plantas leñosas comprenden todas las Gimnospermas, alrededor del 20% de todas las Dicotiledóneas y aproximadamente el 5% de las Monocotiledóneas. Como existen muy pocas Monocotiledóneas con crecimiento secundario, este capítulo se centrará en las Gimnospermas y en las Dicotiledóneas leñosas. Las Coníferas, como el pino, el abeto o la secuoya, son ejemplos de Gimnospermas leñosas, mientras que entre las Dicotiledóneas leñosas encontramos el roble, el arce y el nogal.

Acabamos de ver en el Capítulo 4 cómo el crecimiento primario da lugar a la raíz, el tallo y las hojas. Veremos ahora cómo se desarrollan la corteza y la madera, cómo hacen que los tallos y las raíces sean más anchos y fuertes, y cómo generan productos para el uso humano.



# Introducción al crecimiento secundario

El crecimiento secundario es un aumento del perímetro de la planta que se origina mediante división celular en los meristemos laterales. El crecimiento primario y el secundario se producen de manera simultánea, pero en diferentes partes de la planta leñosa. A medida que el crecimiento primario continúa como resultado de la actividad de los meristemos apicales de las puntas del vástago y de la raíz, el crecimiento secundario ensancha las partes más antiguas del tallo y de la raíz que han cesado de crecer en longitud. Normalmente, el tallo presenta un mayor crecimiento secundario que la raíz. En un principio, veremos cómo se produce el crecimiento secundario en relación con el crecimiento primario.

## Los meristemos laterales, cilindros de células divisibles, producen el tejido vascular y el tejido dérmico secundarios

En el Capítulo 4 vimos que los meristemos apicales son las áreas de división celular que dan lugar a las tres regiones de mayor división celular: la protodermis, el procámbium y el meristemo fundamental. La protodermis produce el tejido dérmico primario, llamado *epidermis*; el procámbium produce el tejido vascular primario, y el meristemo fundamental produce el tejido fundamental: médula y córtex. El crecimiento primario es el crecimiento longitudinal y tiene lugar en las regiones de elongación celular, justo detrás de las regiones meristemáticas de células divisibles. La elongación celular va acompañada o seguida de la diferenciación celular de varios tipos de células maduras.

Un proceso completamente diferente es el que hace que el tallo y la raíz crezcan en anchura y no en longitud. Como vimos en el Capítulo 3, los meristemos que producen crecimiento secundario se denominan *meristemos laterales* (también conocidos como *meristemos secundarios*) y son cilindros, en lugar de agrupaciones de células no diferenciadas. El crecimiento secundario no es longitudinal, sino radial, pues aumenta el diámetro del tallo o de la raíz a medida que las células divisibles producen crecimiento lateral. A lo largo de un meristemo lateral, se añaden células nuevas internamente, hacia el centro y externamente hacia la superficie del tallo o de la raíz. En realidad, la forma que presentan los meristemos laterales es más cónica que cilíndrica, dado que el crecimiento secundario se produce durante más tiempo en la base del tronco que en la parte superior.

El crecimiento secundario se origina en las regiones de una planta leñosa donde el crecimiento primario ya ha cesado, especialmente durante el primer o el segundo año de crecimiento del vegetal. El proceso comienza cuando se revierten células diferenciadas para convertirse en células no diferenciadas, formando dos meristemos laterales que se denominan *cámbium vascular* y *cámbium suberoso* o *del corcho*. La palabra *cámbium* procede del término latino *cambire*, y significa «intercambiar». Las células del cámbium son células que han intercambiado su anterior función por una nueva, que consiste en dividirse repetidamente para producir nuevo crecimiento. Tal y como indica el nombre, el **cámbium vascular** da origen a los tejidos vasculares, que son conocidos como xilema secundario y floema secundario, con el fin de distinguirlos del xilema primario y el floema primario producidos por el procámbium. El cámbium vascular en sí se origina a partir de células del córtex y del procámbium. En la raíz, las células del periciclo también participan en este proceso. Por otro lado, el **cámbium suberoso**, también conocido como **felógeno** (del griego *phello*, «corcho», y *genos*, «nacimiento») se origina inicialmente a partir de células parenquimáticas del córtex y, ocasionalmente, del floema primario. El cámbium suberoso produce nuevo tejido dérmico, que sustituye por ende a la epidermis formada por la protodermis. La Figura 5.1 muestra de manera ge-

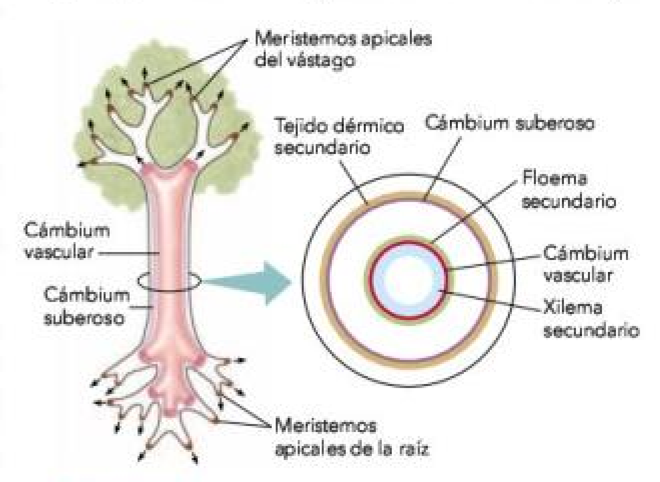



**Figura 5.1. Localización de los meristemos apicales y laterales.**

Los meristemos apicales producen el crecimiento primario, que otorga longitud al vástago y a la raíz. Los meristemos laterales (el cámbium vascular y el cámbium suberoso) son cilíndricos y producen el crecimiento secundario, que ensancha el tallo y la raíz.

## LAS PLANTAS Y LAS PERSONAS

### Árboles bonsái

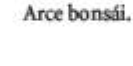
Bonsái es el arte de cultivar árboles en un espacio limitado simulando las condiciones medioambientales que dan a los árboles algunas de sus partes más extraordinarias y bellas. La técnica bonsái no consiste en atrofiar el crecimiento del árbol, sino en hacer que crezca lentamente y en unas direcciones específicas. El objetivo es utilizar una planta pequeña para «sugerir» un paisaje natural de mayor tamaño. La palabra *bonsái* se traduce mutiladamente por «árbol plantado en bandeja». Los árboles bonsái son reproducciones en miniatura de árboles en su estado natural. Cuando se atienden adecuadamente, estos árboles pueden vivir durante años. Hoy en día, existen ejemplares de bonsái que cuentan con casi 500 años de existencia.

El arte de cultivar árboles bonsái, que se originó en China en el año 200 a.C. y se extendió a Japón en el siglo x, incluye una gran variedad de estilos de troncos y de escenas en que se plantan. Algunos criterios de belleza contemplan la forma y el tamaño de las raíces, así como de las ramas y del tronco. Otro elemento importante es la disposición de las ramas y del follaje. Algunos bonsái presentan incluso estructuras reproductoras como piñas, flores o frutos. Existen muchos estilos para moldear los árboles bonsái con el fin de imitar la naturaleza, como erecto formal, erecto informal, inclinado, en cascada y barrido por el viento.

Aunque el arte del bonsái puede resultar muy meticuloso y complejo, he aquí una manera rápida y fácil para crear esta forma de arte en miniatura con pocos recursos y un tiempo y esfuerzo mínimos:



Bosque en bonsái de alerces japoneses.



Arce bonsái.

- Selecciona una especie. Puedes utilizar árboles, arbustos o incluso trepadoras. Querrás una planta relativamente pequeña, como las que se presentan en pequeños recipientes y que pueden adquirirse en cualquier vivero.
- Selecciona un recipiente llano y decorativo. Un bonsái en un recipiente vitrificado requerirá riegos menos frecuentes.
- Selecciona un ejemplar y poda las raíces y los vástagos de manera que se adapten con facilidad al recipiente que has elegido. Decide en qué dirección quieres que se dirija tu bonsái, y dale forma en consecuencia.
- Añade pequeñas piedras en la parte inferior del recipiente para procurarle un buen drenaje. Utiliza tierra de maceta como medio de crecimiento.

Planta el bonsái. Cubre la superficie con guijarros o gravilla según tus gustos.

- Riégalo con frecuencia, sobre todo si el recipiente es pequeño, y de vez en cuando añade pequeñas cantidades de abono de efecto lento.
- Sitúa el bonsái en un lugar con un nivel de luz similar al que tendría en su hábitat natural. Si el bonsái recibe mucha luz, riégalo con más frecuencia.
- Coloca cinta o alambre alrededor de ramas separadas para estimular el crecimiento en una dirección determinada. Cuando una rama esté orientada correctamente, retira la cinta o el cable.
- Ahora sólo queda experimentar y aprender con la práctica.

neral los meristemos implicados en el crecimiento primario y secundario.

Cuando pensamos en plantas leñosas, nos vienen a la cabeza árboles de gran tamaño. No obstante, muchos arbustos son bastante leñosos y algunas plantas «herbáceas» más pequeñas, como la alfalfa, forman tallos leñosos, incluso durante su primer año de crecimiento (*véase* el cuadro *Las plantas y las personas* en esta página).

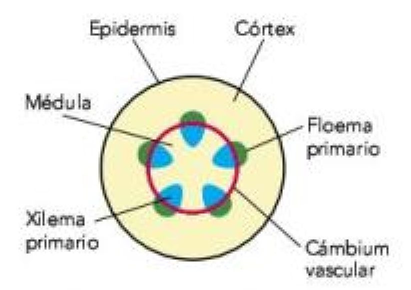
## El cámbium vascular da lugar al xilema secundario (madera) y al floema secundario

Como vimos en el Capítulo 4, una sección transversal del tallo de una típica Dicotiledónea o Conífera nos muestra el xilema y el floema primarios formando anillos, completos o divididos, de haces vasculares, con el xilema de cara a la parte interna y el floema de cara a la externa. En una vista tridimensional, estos haces vasculares forman un cilindro. En los tallos de Dicotiledóneas y Coníferas, el crecimiento secundario comienza cuando las células del cámbium vascular se originan a partir de células del procámbium residual, que se encuentran entre el xilema y el floema primarios. Si los haces vasculares forman un anillo dividido, como muestra la Figura 5.2a, las células del cámbium vascular también se originan a partir de células parenquimáticas situadas entre los haces. Las células del cámbium vascular son células ya existentes que se convierten en meristemáticas en diferentes momentos, bajo la influencia de la hormona auxina, hasta que forman finalmente un cilindro completo que se extiende por el centro de cada haz vascular.

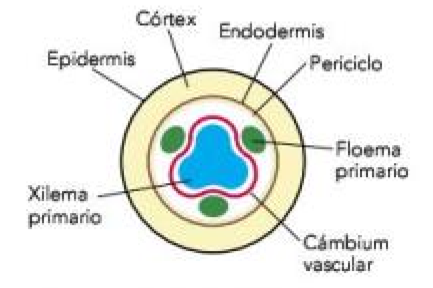
En la raíz, la disposición del xilema y del floema primarios impide que el cámbium vascular se forme inicialmente siguiendo una configuración circular (Figura 5.2b). Las raíces de Dicotiledóneas y Coníferas tienen un cilindro central lobulado de xilema primario, con porciones de floema primario anidadas entre los lóbulos. El cámbium vascular de la raíz se forma primero en secciones separadas que, al crecer, se unen en una estructura irregular, 0entrelazándose entre el floema primario y los lóbulos del xilema primario. Las células del periciclo se convierten en cámbium vascular en la punta de los lóbulos xilemáticos. Aproximadamente en un año, los diferentes niveles de división celular en el cámbium vascular darán lugar a la formación de un cilindro.

El xilema secundario amplía la capacidad del vegetal para transportar agua y minerales desde la raíz, además de aportar sostén estructural. El floema secundario incrementa el transporte de alimentos desde las hojas. Tanto el xilema secundario como el floema secundario contienen células conductoras, que sustituyen a células más antiguas que ya no conducen. Cada año, el cámbium vascular añade xilema secundario hacia la parte interna y floema secundario hacia la parte externa del cámbium vascular (Figura 5.3). El cámbium vascular del tallo, al igual que el de la raíz, produce mucho más xilema que floema. A medida que el tallo o la raíz crecen en anchura, los tejidos maduros del xilema primario y del floema primario son desplazados. Mientras tanto, el cámbium vascular aumenta su propio diámetro. Más adelante en este capítulo, veremos cómo las células del cámbium vascular se dividen para incrementar el diámetro del cámbium vascular y producir xilema secundario y floema secundario nuevos.

El xilema secundario es lo que conocemos comúnmente como **madera**. No en vano, el término *xilema* proviene del la palabra griega *xylon*, que significa «madera». Al igual que el xilema primario, el xilema secundario consiste fundamentalmente en células muertas. Sólo las capas recién formadas de xilema secundario conducen agua y minerales, mientras que el xilema primario y el xilema secundario más antiguo permanecen inactivos. De manera similar, sólo las capas más recientes de floema secundario vivo conducen alimentos, pues las células del floema primario y del floema secundario más antiguo ya no fun-




**(a)** Formación inicial del cámbium vascular en un tallo.




**(b)** Formación inicial del cámbium vascular en una raíz.

**Figura 5.2.** **Formación inicial del cámbium vascular en el tallo y en la raíz.**

**(a)** En un tallo leñoso, el cámbium vascular se forma inicialmente entre el xilema y el floema primarios, en los haces vasculares y en el tejido parenquimático situado entre los haces. **(b)** En una raíz, el cámbium vascular no forma inicialmente un cilindro debido a la disposición lobulada del xilema primario.

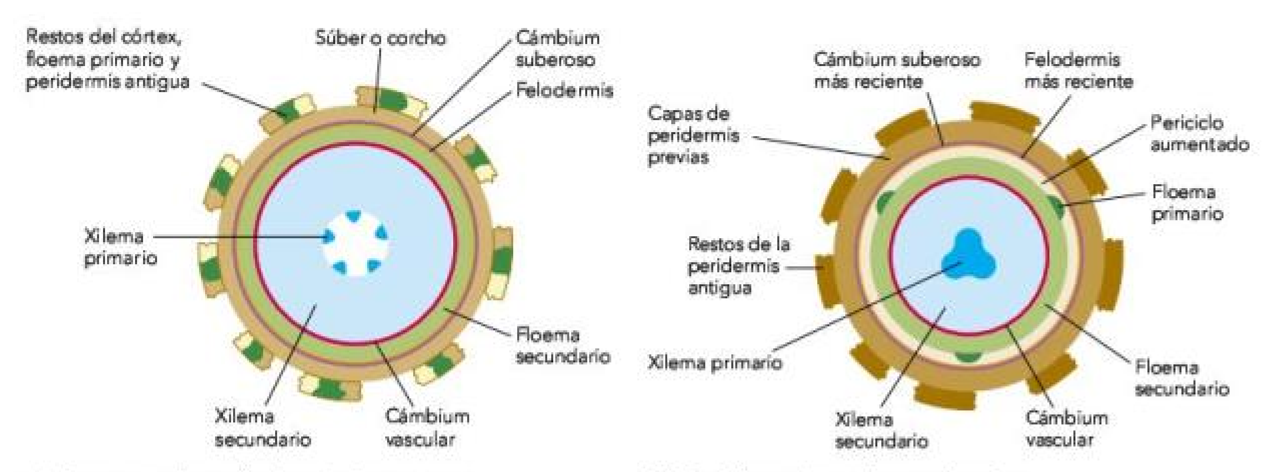



**Figura 5.3. Crecimiento del tallo y de la raíz tras varios años.**

(a) A medida que el tallo leñoso se expande en anchura, el xilema y el floema primarios son desplazados en tanto el cámbium vascular produce capas de xilema y floema secundarios. Mientras, la epidermis se rompe y finalmente se pierde, al igual que ocurre con las capas más antiguas de peridermis producidas por el cámbium suberoso anterior. (b) Según se expande en diámetro el cámbium vascular en la raíz, termina por adquirir una forma circular, y las capas de xilema y de floema secundarios se van asemejando a las del tallo. Mientras, las capas de peridermis han sustituido a la epidermis como cobertura externa de la raíz.

cionan como células conductoras. Las células del floema más antiguo ya no transportan porque las nuevas células producidas por el cámbium vascular las empujan hacia fuera, alargándolas y rompiéndolas. Las células del xilema más antiguo tampoco transportan, porque un número cada vez mayor de vasos ha roto las columnas de agua, y un número creciente de traqueidas contiene aire. Estos cambios serán discutidos en el Capítulo 10.

El crecimiento secundario amplía las dos funciones básicas del tejido vascular: conducción y sostén. Debido al crecimiento secundario, las plantas pueden ser más altos y vivir más tiempo. La suma del xilema y el floema secundarios incrementa la capacidad del vegetal para conducir agua y nutrientes, aunque la forma y estructura básicas de las células conductoras permanecen igual. Las células que transportan agua y minerales (las traqueidas, en las Coníferas, y las traqueidas y los del vaso, en las Dicotiledóneas) funcionan de la misma manera en el xilema primario y en el secundario, a pesar de que las células del xilema secundario suelen poseer paredes más gruesas.

Del mismo modo, las células que transportan alimentos (las células cribosas en las Coníferas y los elementos de los tubos cribosos en las Dicotiledóneas) funcionan de la misma manera en el floema primario y en el secundario. Lo que sí cambia es que las células del xilema secundario proporcionan un mayor sostén al vegetal, pues poseen más lignina, que añade una resistencia considerable al esqueleto de celulosa de las paredes celulares. La lignina se acumula en las paredes celulares y entre ellas, sobre todo en el xilema secundario, y constituye hasta el 25% del peso seco de la madera. Es el segundo compuesto orgánico más común en la Tierra tras la celulosa. Sin la lignina adicional producida en el crecimiento secundario, los árboles no podrían crecer tan alto o resistir un viento fuerte, y la raíz no podría penetrar a través de las densas capas del suelo. En el Capítulo 7 veremos cómo la estructura de la lignina proporciona resistencia.

## El cámbium suberoso o felógeno da origen al tejido dérmico secundario

Como vimos en el Capítulo 3, existen dos tipos de tejido dérmico en las plantas vasculares: epidermis y peridermis. La epidermis y el córtex se forman durante el crecimiento primario y en los vegetales que presentan crecimiento secundario son sustituidos por la peridermis. La peridermis la produce el cámbium suberoso y está formada por el súber o corcho, la felodermis y las células del propio cámbium suberoso. El **súber** o **corcho**, también conocido como **felema** (del griego *phellos*, «corcho»), se forma hacia la parte externa del cámbium suberoso y consiste en células que mueren al alcanzar la madurez. La **felodermis** (del griego *phellos*, «corcho», y *derma*, «piel») es una fina capa de células parenquimáti-

cas vivas que se forma hacia el interior de cada cámbium suberoso.

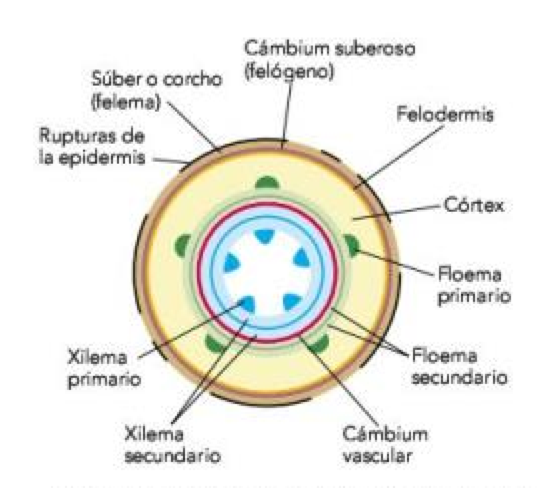
La primera capa de cámbium suberoso se forma al mismo tiempo o algo más tarde que el cámbium vascular, en las regiones del tallo o raíz donde el crecimiento primario ya ha cesado. Al contrario que el cámbium vascular, el cámbium suberoso no crece diametralmente. Cada año, ocasionalmente con menor frecuencia, se forma un nuevo cámbium suberoso dentro del antiguo, creando otra capa de peridermis dentro de la peridermis antigua.

En el tallo, el primer cámbium suberoso surge a partir de células parenquimáticas en las capas más externas del córtex (Figura 5.4a). Cada nuevo cámbium suberoso se origina a partir del tejido suberoso hacia el interior hasta que, de este modo, el córtex termina por agotarse. A medida que el diámetro del tallo se expande debido a la acción del cámbium vascular, el córtex también se expande. Al no producirse división celular en el córtex, la expansión termina por hacer que éste se rompa y caiga del tallo. Cada cámbium suberoso sucesivo nace desde el floema secundario hacia el interior.

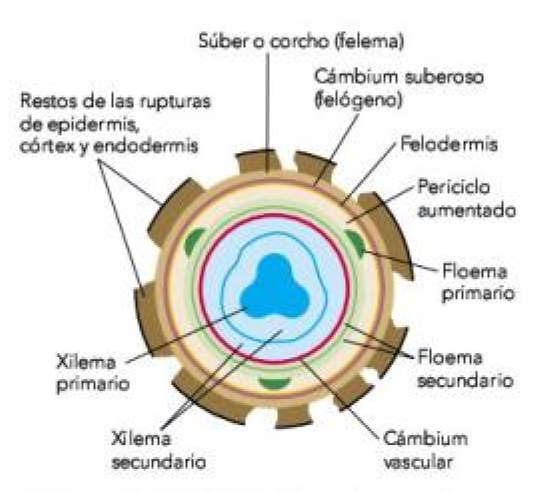
En la raíz, el cámbium suberoso inicial se forma tras cambios en la endodermis y el periciclo, dos capas de las cuales carece el tallo (Figura 5.4b). Como las áreas radicales que experimentan crecimiento secundario ya no absorben agua ni minerales, la función filtradora de la endodermis ya no es necesaria, de manera que esta capa de tejido se convierte en inactivo. Entretanto, hacia el interior de la endodermis, del periciclo ya no da origen a raíces ramificadas, sino que se ensancha a medida que es desplazado hacia el exterior, mientras que el cámbium vascular incorpora capas de xilema y floema secundarios. A partir de la capa más externa de este periciclo agrandado surge el primer cámbium suberoso, que forma una capa de peridermis. Las capas más externas de la raíz (la endodermis, el córtex y la epidermis) se alargan y terminan por romperse y desprenderse, dejando la peridermis como cobertura externa. A medida que la raíz se expande (generalmente de manera más lenta que el tallo) se forman un cámbium suberoso y una peridermis nuevos dentro de los anteriores, en el interior del floema secundario antiguo. Más adelante veremos cómo se dividen las células del cámbium suberoso para producir las capas externas de un tallo o de una raíz.

## La corteza está formada por todos los tejidos externos al cámbium vascular

El término *corteza* se suele malinterpretar al utilizarse para hacer referencia simplemente a la superficie externa protectora de un árbol. Desde el punto de vista botánico, la **corteza** consiste en todos los tejidos externos subsiguientes al cámbium vascular; en otras palabras, la parte del tallo o




**(a)** Formación inicial del cámbium suberoso en el tallo.




**(b)** Formación inicial del cámbium suberoso en la raíz.

**Figura 5.4. Formación inicial del cámbium suberoso en el tallo y en la raíz.**
**(a)** En un tallo leñoso, el cámbium suberoso inicial nace de la capa más externa del córtex. Hacia el interior, el cámbium suberoso produce una capa de células parenquimáticas vivas que se denomina *felodermis*. Hacia el exterior, produce una capa de células suberosas muertas. Cada cámbium suberoso sucesivo se forma hacia el interior. **(b)** En una raíz leñosa, el cámbium suberoso se forma a partir de la capa más externa del periciclo, el cual ha experimentado un aumento.

de la raíz que rodea la madera. Cuando se retira la corteza de un árbol, también se suele retirar el cámbium vascular. La corteza presenta dos regiones distintas: corteza interna y corteza externa (Figura 5.5). La **corteza interna** consiste en el floema secundario vivo, el floema muerto alojado entre el cámbium vascular y el cámbium suberoso activo más interno, además de cualquier resto de córtex. Cada cámbium suberoso nuevo se forma dentro del anterior, en el floema secundario. Ahí, la estructura de la corteza interna del tallo se convierte en una miscelánea de floema secundario y peridermis. La **corteza externa** consiste en tejido muerto (incluido el floema secundario muerto y todas las capas de peridermis externas subsiguientes al cámbium suberoso más reciente). A medida que se construyen las capas de peridermis en la corteza externa, las capas más externas se van agrietando según diferentes patrones que varían de una especie a otra (Figura 5.6).

Como la peridermis no sigue acumulándose, mientras que el xilema secundario sí, la corteza es mucho más delgada normalmente que la porción leñosa del tallo o la raíz. Con todo, algunos árboles, como la secuoya, producen una corteza de hasta 30 centímetros de grosor, que los

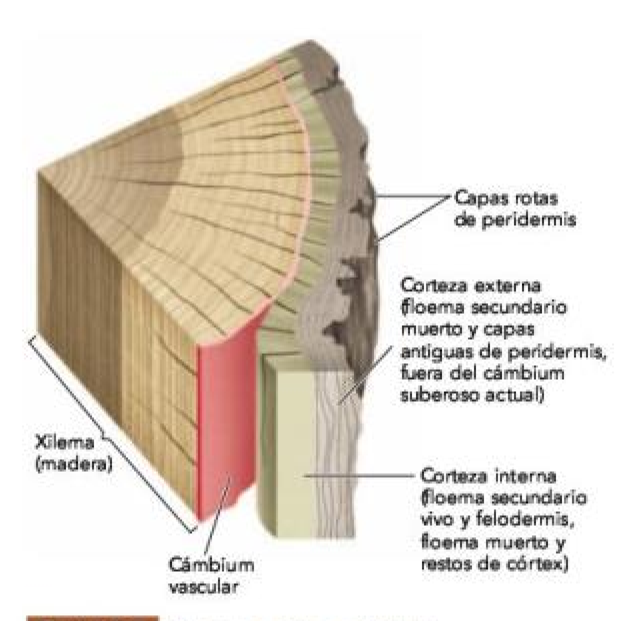



**Figura 5.5. Corteza externa e interna.**
La corteza consiste en todos los tejidos externos subsiguientes al cámbium vascular, en los que se incluyen el floema y la peridermis. La corteza interna consiste en floema secundario y felodermis vivos producidos por el cámbium suberoso más reciente. La corteza externa consiste en floema secundario muerto, peridermis del cámbium suberoso más temprano, ahora inactivo, y súber o corcho producido por el cámbium suberoso actual.





**(a)** Abedul blanco (*Betula pendula*) **(b)** Abedul (*Betula albosinensis*) **(c)** Madroño (*Arbutus menziesii*)

**Figura 5.6. Algunas variaciones de la corteza.**
**(a)** Corteza gruesa y cuadriculada. **(b)** Corteza lisa. **(c)** Corteza delgada y rugosa.

protege contra los daños que produce el fuego. La ruptura de las capas más antiguas de peridermis ocasiona la apariencia rugosa de la corteza externa de la mayoría de los árboles, pero algunos otros, como el abedul, presentan una corteza relativamente lisa porque ésta se estira.

A pesar de que la corteza es relativamente fina en comparación con la madera, es imprescindible para que el árbol se mantenga vivo. El tejido muerto de la corteza externa proporciona protección, mientras que el floema secundario vivo de la corteza interna transporta azúcar y otras moléculas orgánicas desde las hojas hasta la raíz. Como, por lo general, en la raíz no se suele llevar a cabo la fotosíntesis, ésta necesita el alimento que transporta el floema de la corteza. Si se retira la corteza entera de un árbol formando un anillo completo (un proceso llamado **incisión anular**), se interrumpe el transporte floemático entre el vástago y la raíz, lo que hace morir el árbol una vez se agota el alimento almacenado en la raíz. Si sólo quedara una estrecha banda de corteza interna, el árbol podría aún sobrevivir, porque se fabricaría nueva corteza a partir del floema remanente. La incisión anular es un acto típico del puercoespín que, para comerse la corteza (en realidad, lo que le interesa es llegar al floema rico en azúcar de la corteza interna), parece que le resulta más fácil moverse alrededor del árbol que trepar por él. Lógicamente, con esta acción suele matar el árbol. Como la corteza engloba todo el floema, también contiene, junto con las hojas, la mayoría de nutrientes acumulados. Por consiguiente, cuando se talan los árboles, puede mantenerse la fertilidad del suelo durante mucho tiempo dejando la corteza y las hojas en el mismo, una práctica que fomenta el desarrollo sostenible de los recursos forestales.

La Figura 5.7 reproduce un esquema del crecimiento primario y secundario de un tallo leñoso. Como vimos en

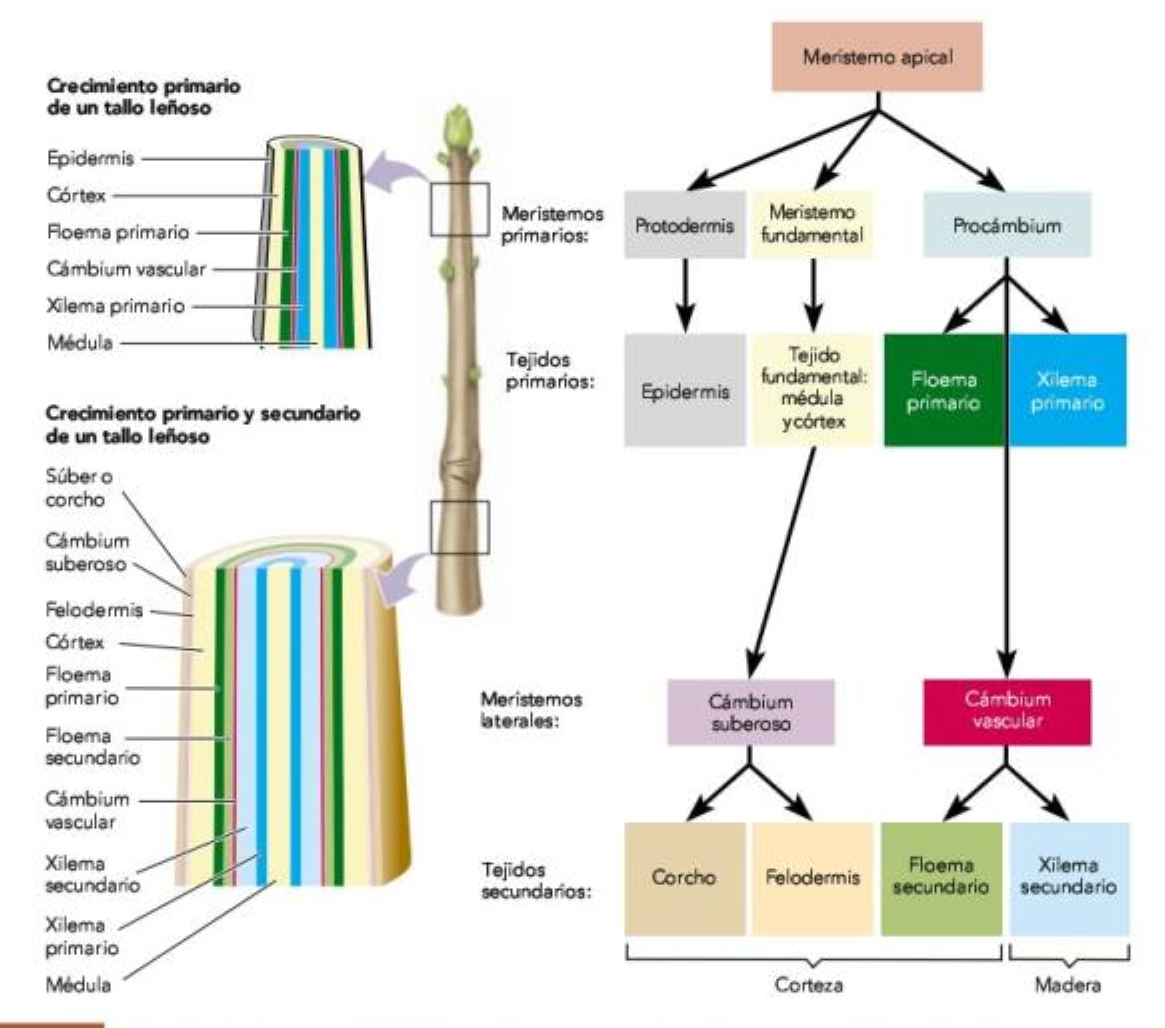



**Figura 5.7.** Esquema de los meristemos y tejidos presentes en el crecimiento primario y secundario.
La raíz y el tallo poseen los mismos meristemos apicales y laterales, y las mismas capas de tejido dérmico y vascular. Este diagrama muestra un tallo leñoso típico. Generalmente, las raíces leñosas no suelen poseer una médula central.

las Figuras 5.2, 5.3 y 5.4, el crecimiento secundario de una raíz leñosa es muy similar al crecimiento secundario de un tallo leñoso. Tanto en el tallo como en la raíz, el cámbium vascular da lugar a la corteza interna y a la madera, mientras que el cámbium suberoso produce la corteza externa.

## Repaso de la sección

1. **Compara y contrasta los meristemos laterales y los meristemos apicales.**
2. **¿Cuál es la función del cámbium vascular?**
3. **¿Cuál es la función del cámbium suberoso y por qué se forma de manera diferente en la raíz y en el tallo?**
4. **Describe los componentes y las funciones básicas de la corteza.**

# Patrones de crecimiento de la madera y la corteza

¿Cómo se forman regiones oscuras y claras en la madera? ¿Por qué la corteza es típicamente rugosa e irregular? ¿Cómo puede un árbol de gran tamaño sobrevivir incluso cuando la mitad de su tronco se ha vaciado? En esta sección analizaremos estos y muchos otros aspectos del crecimiento de la madera y la corteza.

## El cámbium vascular produce el xilema secundario, el floema secundario y el parénquima radial, así como mayor cantidad de cámbium vascular

La fuente, o el germen continuo de la madera de un árbol, es el cámbium vascular, que también produce el floema secundario, el cual conduce alimentos por la corteza interna. Hay dos tipos de células meristemáticas que forman el cámbium vascular: las células iniciales fusiformes y las células iniciales radiales. Al igual que las iniciales en los meristemos apicales, las células iniciales fusiformes pueden experimentar divisiones celulares periclinales (paralelas a la superficie del tallo o de la raíz) y anticlinales (perpendiculares a la superficie del tallo o de la raíz). Las divisiones celulares periclinales añaden grosor al tallo o a la raíz, dado que una célula hija permanece como meristemática en el interior del cámbium vascular y la otra célula hija madura ya sea hacia el interior o hacia el exterior del cámbium vascular (Figura 5.8). Las divisiones celulares anticlinales incrementan el diámetro del propio cámbium vascular, pues una célula inicial fusiforme o radial se divide de manera que las dos células hijas permanecen dentro del cámbium vascular como iniciales.

Las células **iniciales fusiformes** (del latín *fusus*, «huso») nacen en el interior de los haces vasculares y producen nuevo tejido vascular (xilema hacia el interior y floema hacia el exterior). La palabra *fusiforme* significa «que se estrecha en cada extremo», refiriéndose a la forma esbelta de estas células alargadas, similar a la de las células conductoras que producen: las traqueidas y los vasos de xilema, y las células cribosas y los elementos de los tubos cribosos del floema. Una célula inicial fusiforme puede dividirse de manera que una célula hija se convierte en xilema o floema, dependiendo del lado del cámbium vascular en que aparece. Mientras, la otra célula hija permanece como inicial fusiforme (Figura 5.9), Como ya hemos visto, una célula inicial fusiforme también puede dividirse para originar otras dos iniciales fusiformes que permanecen en el interior del cámbium vascular. Las células iniciales fusiformes, así como las células conductoras que producen, están alineadas a lo largo, es decir, paralelamente a la superficie del tallo o de la raíz.

Las divisiones celulares de las células iniciales fusiformes suelen producir mucho más xilema que floema, y el crecimiento anual de xilema se vuelve visible en forma de anillo. Los anillos son perceptibles porque el tamaño de las nuevas células varía cada estación. Las células pequeñas del final del verano se distinguen con facilidad de las grandes células de la primavera siguiente. Los anillos de xilema se acumulan año tras año, pero los anillos más internos ya no conducen agua ni minerales. En el caso del floema, sólo las células del año en curso conducen alimentos. Las células de las capas de floema más externas y más antiguas pueden todavía contener algunas moléculas de azúcar adheridas a sus paredes celulares, pero ya están muertas. A medida que el cámbium vascular produce nuevas capas de floema, las capas más antiguas son desplazadas hacia la corteza externa y terminan por perderse.

Las células **iniciales radiales** nacen normalmente entre los haces vasculares y suelen ser células cúbicas (Figura 5.10). No robustecen el árbol, pero producen células parenquimáticas cúbicas que funcionan principalmente como células de reserva y que también asumen parte del trans-

La división celular periclinal produce una célula secundaria (xilema o floema) y una célula cambial

Cámbium vascular

Hacia la superficie del tallo o de la raíz

La división celular anticlinal produce dos células cambiales

**Figura 5.8.** **División celular en el cámbium vascular.**

Las células cambiales pueden dividirse paralela o perpendicularmente al cámbium vascular.

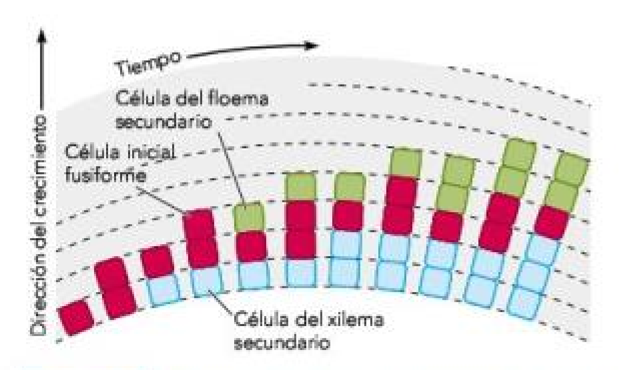



**Figura 5.9.** **Desarrollo del cámbium vascular a través del tiempo.**

Las células del cámbium vascular se dividen para producir xilema o floema.

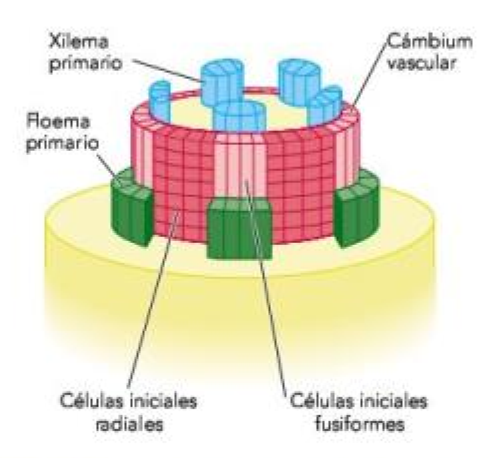



**Figura 5.10.** Vista tridimensional del tejido vascular de un tallo.

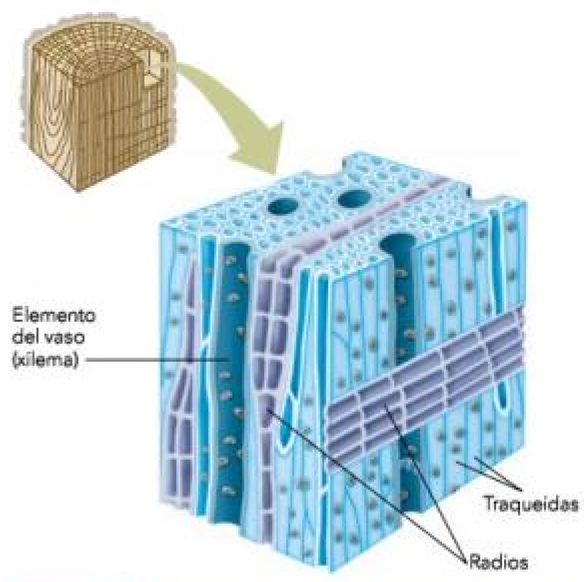



**Figura 5.11.** Células xilemáticas y células radiales en un tallo de Dicotiledónea leñosa.

Esta vista tridimensional de una porción del tallo de una Dicotiledónea leñosa muestra la orientación longitudinal de las células xilemáticas en relación con las células radiales, que se disponen desde el centro hacia la superficie. Como se puede observar, a menudo, el crecimiento de las células conductoras, en este caso, de los vasos y de las traqueidas del xilema, interrumpe los radios. Una vista tridimensional de las células floemáticas y de los radios del floema sería similar a ésta.

porte lateral. Cuando una célula inicial radial se divide de esta manera, una célula hija permanece como inicial radial, mientras que la otra se convierte en una célula parenquimática. Estas células parenquimáticas suelen agruparse en filas que se extienden hacia el exterior, a la manera de los radios de una rueda, y se distinguen perfectamente en las secciones transversales de troncos de árboles longevos. Las células radiales del floema secundario se conocen con el nombre de *radio del floema*, y las del xilema secundario se conocen con el nombre de *radio del xilema*. El radio es una disposición común de las Dicotiledóneas, en las que suele tener más de una célula de anchura. En las Coníferas y otras Gimnospermas es menos común y normalmente sólo presenta la anchura de una célula. Los radios se suelen acortar si la expansión de las células del xilema y del floema los bloquea por cualquier extremo o si cesa la división de las células iniciales radiales (Figura 5.11).

Por supuesto, se debe tener en cuenta que el cámbium vascular es un cilindro de células en el que la división celular se produce en cada célula. Cuando se observa desde un lateral, las capas de células iniciales fusiformes pueden aparecer alineadas en filas perfectamente distinguibles dispuestas una encima de otra; se dice entonces que es un *cámbium vascular estratificado*. Por el contrario, si dichas capas aparecen agrupadas sin ningún orden, se dice que es un *cámbium vascular no estratificado*.

## La albura conduce agua y minerales, mientras que el duramen no

Pese a que, a lo largo de la vida de un árbol, el xilema contribuye a robustecer el tronco, las ramas o la raíz, cada anillo de xilema conduce agua y minerales sólo durante unos años antes de que sus columnas de agua se rompan, un proceso conocido con el nombre de *cavitación*. Los anillos más antiguos de xilema no conductores forman el centro del tronco o la raíz y se denominan **duramen** (Figura 5.12). Como el duramen no transporta agua ni minerales, un árbol de gran tamaño puede sobrevivir aunque el centro de su tronco esté vacío. Los anillos externos de xilema, conocidos como **albura**, son los que todavía transportan la savia xilemática. Dependiendo de la especie, un árbol puede presentar entre 1 y 12 anillos de xilema en su madera de albura, así como variaciones en la proporción de duramen y albura, y en el color de la madera. El duramen es normalmente más oscuro que la de albura, pero en algunas especies es difícil diferenciarlos. Por lo general, tanto el color del duramen como el de la albura se encuentra dentro de una gama de marrones, pero el tono puede variar mucho dependiendo de la especie, desde el gris pálido del fresno hasta el oscuro marrón chocolate del nogal negro.

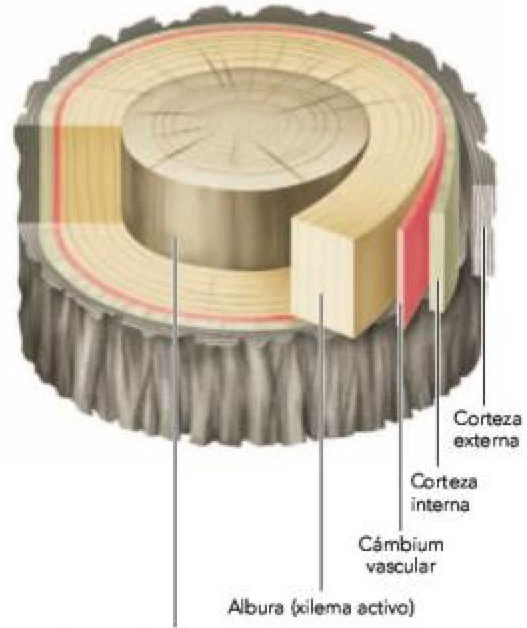


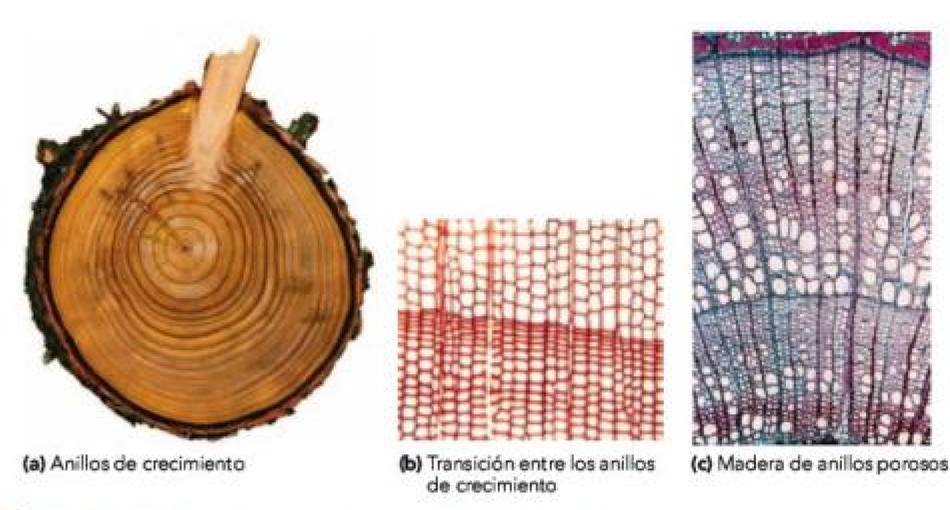

**Figura 5.12.** **Duramen y albura.**

Los anillos más recientes y externos de xilema se mantienen activos, pues siguen transportando agua y minerales, y son conocidos con el nombre de *albura*. Los anillos más antiguos e internos, que ya no están implicados en la función de transporte, se conocen con el nombre de duramen. El *duramen* suele ser más oscuro debido a los depósitos de resinas, gomas y otros compuestos destinados a repeler los insectos.

El xilema inactivo del duramen puede ser un peligro para el árbol al convertirse en una ruta de acceso para hongos invasores. Tras la cavitación, la intrusión de hongos en las células adyacentes vivas se suele evitar mediante la producción de tilosas, que taponan parcial o completamente las células del xilema. Una tilosa es simplemente una protuberancia del citoplasma de una célula parenquimática que sobresale hacia una célula conductora adyacente. Las células parenquimáticas también producen sustancias antibacterianas y antifúngicas que hacen que la madera sea a la vez aromática y resistente a la descomposición. Por ejemplo, la secuoya contiene grandes cantidades de compuestos preservativos, razón por la cual su madera se utiliza muy a menudo en la fabricación de mobiliario de exteriores y de cubiertas de barcos. Algunos árboles, como el chopo de Virginia, poseen pocos compuestos preservativos, y en ocasiones incluso carecen de ellos, por lo que su duramen se pudre con facilidad.

## Los anillos de crecimiento de la madera reflejan la historia del crecimiento secundario de un árbol

Los anillos de crecimiento son visibles a causa de la distinción entre la madera temprana producida en la primavera y la madera tardía producida al final del verano o durante el otoño (Figura 5.13a). En la primavera y al



**(a)** Anillos de crecimiento **(b)** Transición entre los anillos de crecimiento **(c)** Madera de anillos porosos

**Figura 5.13.** **Los anillos de crecimiento reflejan la edad de un árbol.**

**(a)** Esta sección transversal muestra los anillos de crecimiento. **(b)** Esta micrografía muestra la transición entre las células más pequeñas del crecimiento de final de verano y las células grandes del crecimiento de primavera. El contraste se percibe como un anillo de crecimiento. **(c)** Esta micrografía muestra una madera de anillos porosos, en la que los vasos se localizan principalmente en la madera temprana.

principio del verano, a medida que los días son más largos, húmedos y luminosos, el cámbium vascular produce células grandes con paredes celulares secundarias relativamente delgadas (Figura 5.13b). Al final del verano, a medida que los días son más cortos y fríos, el cámbium vascular produce células más pequeñas con paredes celulares más gruesas. La señal divisoria entre la madera de final de verano de un año y la madera de la primavera del año siguiente es una línea visible entre los anillos de crecimiento. En la mayoría de las regiones del mundo, los árboles producen un anillo de crecimiento por año natural, pero algunos lugares presentan dos estaciones de lluvia por año, lo que da lugar a dos anillos de crecimiento. Los árboles de algunas regiones tropicales carecen de anillos de crecimiento claramente visibles porque el crecimiento prosigue durante todo el año.

La anchura de un anillo de crecimiento puede aportar datos sobre la estación en que se produjo. Un anillo grueso es resultado de una estación con buenas condiciones de crecimiento, mientras que un anillo delgado indica todo lo contrario. Las variaciones en la anchura de un anillo debido a factores ambientales tienen lugar cuando el agua, la temperatura y la nutrición resultan limitantes para la capacidad de crecimiento del árbol. Por el contrario, cuando el agua es abundante, la tierra es buena y la localización es la correcta, los anillos son mucho más uniformes.

Los modelos de distribución de los vasos en los anillos anuales varían según la especie de Dicotiledónea. Algunos árboles, como el roble o el sasafrás, presentan madera de anillos porosos, en la que los vasos se originan principalmente en la madera de primavera (Figura 5.13c). En otros árboles, como el álamo temblón o el arce azucarero, los vasos se originan por todo el anillo anual, según un patrón que se conoce como *madera de poros difusos*.

## La dendrocronología es la ciencia que se ocupa de datar los anillos de un árbol, así como de la interpretación climática

Ya sabemos que la edad de un árbol se puede determinar contando los anillos de crecimiento, y quizás hayamos visto tocones o secciones de gran tamaño de árboles en museos, cuyos anillos se corresponden con acontecimientos históricos, como la llegada de Colón a América en 1492. La ciencia que se encarga de datar los anillos de los árboles recibe el nombre de **dendrocronología** (del griego *dendron*, «árbol», y *chronos*, «tiempo»). Esta ciencia es la que se ha utilizado para identificar el que quizás es el organismo vivo más antiguo, el pino de *Great Basin* (*Pinus longaeva*), que crece en las condiciones extremas de las Montañas Blancas de California (Figura 5.14). Se estima que este envejecido pino tiene una edad de 4.900 años, y se le dio el nombre de Matusalén en referencia al anciano patriarca del Antiguo Testamento. Numerosos pinos antiguos de esta especie presentan un gran número de anillos de crecimiento, pero no son árboles voluminosos, ya que 1.000 años de crecimiento sólo ocupan unos 15 centímetros de ancho.

Los anillos de crecimiento no sólo pueden revelar la edad del árbol, sino también detalles sobre los cambios climáticos y sobre la historia humana. Por ejemplo, un modelo de 20 anillos de crecimiento finos y 2 anchos podría indicar que una sequía de 20 años fue seguida de 2 años de abundantes precipitaciones. Los acontecimientos y utensilios humanos también pueden datarse analizando estos anillos (*véase* el cuadro *El fascinante mundo de las plantas* en la página 127). En el suroeste americano, la dendrocronología se ha utilizado para datar las antiguas moradas en acantilados de los indios nativos americanos.

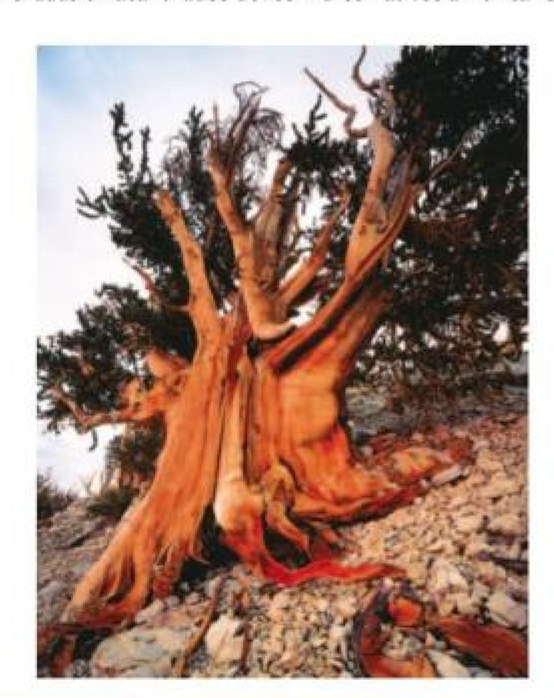


**Figura 5.14.** Pino de *Great Basin*, ¿el organismo vivo más antiguo?

Uno de estos pinos de *Great Basin* (*Pinus longaeva*) de las Montañas Blancas de California tiene más de 4.000 años de antigüedad y podría ser el organismo vivo conocido más antiguo, a tenor de los estudios de sus anillos de crecimiento. Los científicos no revelan cuál de ellos, conocido como Matusalén, es el más longevo (viejo).

Por ejemplo, si el crecimiento de un árbol vivo rompe un tejado, sabemos que la vivienda es más antigua que el árbol. Asimismo, si hay un tronco de árbol incorporado a unas ruinas, podemos determinar aproximadamente cuándo se realizó la construcción. Los científicos no necesitan talar un árbol para examinar sus anillos, porque pueden, con una barrena, extraer un pequeño cilindro de madera que revela el patrón de anillos de crecimiento sin necesidad de dañar el árbol. La secuencia de anillos de crecimiento de árboles vivos puede superponerse con el de aquellos muertos para ampliar la capacidad de datar algo que se produjo miles de años atrás. La dendrocronología también ha sido empleada para datar piezas de madera de los restos de hogueras antiguas de hace unos 9.000 años.

## El patrón de crecimiento de la madera anormal o de reacción contrarresta la inclinación

En ocasiones, el crecimiento de los anillos puede ser irregular como resultado de la respuesta del árbol a las fuerzas del viento y de la gravedad. En los troncos o ramas inclinados, la **madera anormal** o **de reacción** puede desarrollarse como un aparente contrapeso (Figura 5.15). En las Dicotiledóneas, la madera anormal o de reacción se forma en la parte superior del tronco y ramas inclinados, y se denomina *madera de tensión*, pues «tira» del tronco o rama hacia una posición vertical. La madera de tensión presenta anillos de crecimiento más anchos en la parte superior, pero menos pesados dado que contienen poca lignina o incluso ninguna. En las Coníferas, la madera anormal o de reacción se produce en la parte inferior de un tronco o rama inclinados, y se denomina *madera de compresión*, pues «empuja» al tronco o rama hacia una posición vertical. La madera de compresión presenta anillos de crecimiento más anchos en la parte inferior y es rica en lignina, lo que le otorga una mayor resistencia. Tanto la madera de tensión como la de compresión se contraen más al secarse que la madera normal. Las láminas que contienen madera anormal o de reacción no pueden utilizarse en la mayoría de los trabajos, porque se contrae a un ritmo y un grado diferentes, además de presentar irregularidades en su resistencia.



**Figura 5.15.** Madera de reacción.
Esta sección transversal de la rama de una Conífera presenta madera de comprensión en la parte inferior. Los anillos de crecimiento más gruesos ayudan a soportar el peso horizontal de la rama.

## El cámbium suberoso o felógeno se renueva con el crecimiento del tallo y de la raíz

A medida que la acción del cámbium vascular ensancha un tallo o una raíz, las capas más externas producidas por el crecimiento primario (el córtex y la epidermis) se alargan y se quiebran, pues ya han cesado de crecer. Si el cámbium suberoso no se formase, la pérdida del córtex y de la epidermis dejaría al árbol sin una cobertura protectora externa. El nivel de pérdida de agua aumentaría y, en consecuencia, el tallo y la raíz se secarían. Éstos también estarían expuestos a la infección por enfermedades y a la predación por insectos y otros organismos atraídos por el expuesto floema rico en azúcar. La formación de cámbium suberoso impide que se dé esta situación. A medida que las células suberosas producidas por el cámbium suberoso se agrandan y maduran, sus paredes celulares se cubren e impregnan de una sustancia grasa llamada **suberina**, que las hace impermeables al agua, a la vez que impide que la savia del floema rico en azúcar se filtre hacia la superficie. De este modo, la suberina hace que el tallo y la raíz resulten menos atractivos a los animales. Después de que las células del cámbium suberoso mueren, siguen funcionando como «armadura» alrededor de los tejidos vasculares.

Las células del cámbium suberoso, que suelen ser de forma cúbica, se dividen para producir células suberosas hacia el exterior o células de la felodermis hacia el interior. Al contrario que las células del cámbium vascular, las células del cámbium suberoso no se dividen para producir



EL FASCINANTE MUNDO DE LAS PLANTAS

## Pistas arbóreas para resolver un misterio colonial

En mayo de 1587, más de 100 colonos británicos llegaron a la isla de Roanoke, una de las islas de la costa de Outer Banks, en Carolina del Norte. Las cosas no fueron bien y, en agosto, decidieron enviar a su Gobernador, John White, de vuelta a Inglaterra para solicitar los abastecimientos que necesitaban con urgencia. Sin embargo, estalló la guerra entre España e Inglaterra y White no pudo regresar en tres años. Cuando en 1590 volvió al fin, todo rastro de los colonos había desaparecido, excepto unas letras, CRO, que habían sido grabadas en un árbol, y la palabra, *Croatoan*, grabada en otro. *Croatoan* era el nombre de una tribu india y también el nombre de una isla vecina, que podía sugerir que quizás los colonos se habían mudado allí. Sin embargo, jamás se volvió a saber nada de ellos.

Una segunda colonia en Jamestown, Virginia, estuvo casi a punto de desaparecer, puesto que sólo 38 de sus 104 colonos originales lograron sobrevivir al primer año. Los escritos demuestran que los colonos se quejaban de hambre y de sed. El capitán John Smith (el mismo del famoso cuento de *Pocahontas*), informó que los indios habían rechazado compartir el alimento con ellos, ya que les preocupaba su propio abastecimiento.

En 1998, algunos científicos publicaron datos sobre investigaciones llevadas a cabo en los anillos de los viejos cipreses de los pantanos existentes en el área de estas colonias. Como sabemos, la anchura de los anillos se corresponde con las condiciones de crecimiento de un año en concreto. Los anillos más anchos son un símbolo de buenas condiciones, mientras que los estrechos indican condiciones pobres. Parece ser que los colonos ingleses se asentaron en Roanoke durante la peor sequía de 3 años en el área en 800 años. Asimismo, los residentes en Jamestown sufrieron el septenio más seco que ha habido entre 1215 y 1998. Estas pistas que nos brinda la dendrocronología podrían explicar el fracaso de una colonia y el que otra estuvo a punto de sufrir.



«Construcción del Fuerte James», 1607.




Anillos de crecimiento de un antiguo ciprés de los pantanos cercano al lugar de asentamiento de la colonia de Roanoke.

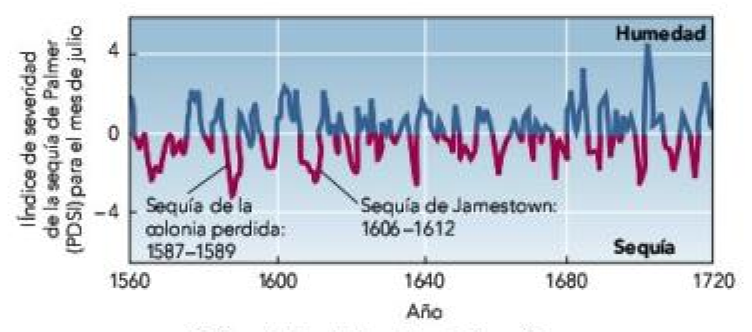



Gráfico de datos de la anchura de los anillos.

nuevas células del cámbium. Por esta razón, el cámbium suberoso no puede aumentar su diámetro y termina por ser demasiado pequeño para la raíz o el tallo crecientes. A medida que éstos ganan anchura, el cámbium suberoso y la felodermis se alargan y se separan, pasando a formar parte de la corteza externa. Entonces, un nuevo cámbium suberoso se forma dentro del anterior, creando otra capa de peridermis. El cámbium suberoso y las células de la felodermis vivas que produce están relativamente aislados del agua y de los minerales del xilema, así como de los carbohidratos del floema vivo. Ésta podría ser otra razón por la que cada cierto tiempo se forma un nuevo cámbium suberoso dentro del anterior.

Generalmente, el primer cámbium suberoso se origina durante el primer o el segundo año de la vida de un árbol, y puede permanecer activo durante un año o hasta dos docenas de años si la anchura del árbol no se incrementa con rapidez. A pesar de que cada cámbium suberoso sucesivo crea su propia capa de peridermis, la corteza externa de la mayoría de los árboles no se engrosa demasiado, ya que la corteza antigua se rompe y se desprende cada año como resultado de la fuerza del nuevo crecimiento que se produce debajo.




**Abedul** (*Betula albosinensis*)

**Figura 5.16.** **Lenticelas.**
El intercambio de gases de la raíz y del tallo con el interior y el exterior tiene lugar gracias a las lenticelas, que se originan mediante la rápida división y crecimiento de las células suberosas que rompen la epidermis y estrechan la capa suberosa. Los gases, y el oxígeno en particular, se difunden a través de los espacios entre las células suberosas restantes, pues éstas son redondas y no encajan herméticamente unas con otras.

### Las lenticelas son poros en la corteza que facilitan el intercambio de gases

La suberina de las paredes celulares del cámbium suberoso bloquea el paso de oxígeno hacia el tallo o la raíz. Por ello, el tallo y la raíz presentan **lenticelas**, pequeñas aberturas en la corteza externa donde la capa suberosa es delgada y hay suficiente espacio entre las células para permitir el intercambio de gases (Figura 5.16). A medida que aparece un nuevo cámbium suberoso, se originan nuevas lenticelas que se alinean con las lenticelas más externas, proporcionando una ruta continua para el oxígeno.

En los árboles cuya corteza es lisa, las lenticelas son fácilmente distinguibles, y suelen aparecer formando franjas cortas, hendiduras o puntos abultados en la superficie de ramitas y ramas, del tronco y de la raíz. Si la corteza es más gruesa y rugosa, las lenticelas surgen en la base de las grietas y no son fácilmente visibles. Además de aparecer en el tallo y en la raíz, las lenticelas pueden apreciarse en forma de puntos o franjas en la superficie de algunas frutas, como las manzanas y las peras. Las lenticelas son también visibles como marcas en el corcho utilizado en productos comerciales. En la siguiente sección, veremos los diferentes productos que se fabrican a partir de la madera y de la corteza.

### Repaso de la sección

1. **Compara la estructura y las funciones de los dos tipos de células meristemáticas del cámbium vascular.**
2. **¿En qué se diferencian la madera de duramen y la de albura?**
3. **¿Qué nos dicen los anillos de crecimiento sobre la vida de un árbol?**
4. **¿En qué se diferencia el desarrollo de la corteza del de la madera?**

## Usos comerciales de la madera y la corteza

Hasta ahora hemos examinado cómo el crecimiento secundario proporciona sostén, conducción y protección adicionales a una planta leñosa. Al mismo tiempo, las variaciones en los patrones de crecimiento y otras características físicas de la madera y la corteza pueden tener importantes consecuencias para el uso humano. En esta sección veremos, de manera general, cómo las cualidades de la madera y la corteza las aprovechan para convertirse en diversos productos.

## La madera se utiliza principalmente como combustible, para obtener productos de papel y para la construcción

Mundialmente, los dos usos principales de la madera son como papel y como combustible. Mientras la mayoría de los países desarrollados utilizan la electricidad y los combustibles fósiles como el gas para producir calor y para cocinar, la mayoría de la población mundial utiliza la madera, lo que equivale a cerca de la mitad de la madera talada. Aproximadamente la misma cantidad se utiliza para la fabricación de papel, una fina película de celulosa elaborada a partir de pulpa de madera, una solución de agua y madera prensada (Figura 5.17). Antes de alcanzar la mitad del siglo XIX, en Occidente se solía utilizar papel fabricado a partir de lino, pero la invención de máquinas que fabricaban papel a partir de la pulpa de madera hizo que los árboles se convirtieran en la fuente más económica. Más de la mitad de los árboles talados anualmente en Estados Unidos se destina a la producción de papel y productos derivados, siendo la pícea blanca (*Picea glauca*) la especie más utilizada para obtener el papel de los periódicos. En todo el mundo, una persona media utiliza unos 15 kilogramos de papel al año, mientras que un norteamericano medio utiliza unos 333 kilogramos durante el mismo período de tiempo. Un árbol medio produce el equivalente a 200 copias de la sección de anuncios por palabras de un típico periódico dominical, mientras que para imprimir una sola edición de un periódico universitario[1] se necesita la pulpa de hasta dos hectáreas de árboles.

Aproximadamente una tercera parte del papel que se utiliza en todo el mundo, y casi la mitad del papel que se utiliza en Estados Unidos, es reciclado. No obstante, la tala de árboles para la fabricación de papel sigue en aumento debido al continuo crecimiento de la población mundial y del uso de impresoras, fotocopiadoras y ordenadores personales. Según algunas cifras, sólo los ordenadores y las impresoras han incrementado el uso de papel en casi 100.000 millones de folios por año, y se calcula que en los próximos 50 años la demanda de pulpa de madera se duplicará.

Únicamente cerca de una cuarta parte de la producción mundial de pasta de papel procede de bosques gestionados para la producción de pasta de año en año. Mundialmente, la demanda actual de papel y de sus productos derivados podría abastecerse cultivando un área equivalente a la superficie del Estado de California, siempre y cuando la tierra se gestionase correctamente para obtener una producción continua. Sin embargo, el uso de los recursos forestales para la producción de papel debe competir con otros usos potenciales de la tierra. Si se empleasen cultivos no forestales como fuente de pasta, esta área podría reducirse considerablemente.



**Figura 5.17. Fabricación de papel.**
Esta máquina de avanzada automatización fabrica papel a partir de una solución líquida de troncos de árboles.

El papel puede obtenerse a partir de muchas plantas que crecen más rápido que los árboles. Un recurso muy prometedor es el kenaf (*Hibiscus cannabinus*), que es un cultivo anual resistente a las sequías que puede llegar a crecer hasta 4,5 metros en un período de cinco meses y requiere escasa o nula cantidad de pesticidas o herbicidas (Figura 5.18). Aunque es nativo del África Central, el kenaf puede cultivarse en muchas zonas de clima cálido. Una de las ventajas que ofrece es que puede aprovecharse toda la planta. Alrededor de un tercio de la misma está constituida por fibras floemáticas que pueden utilizarse para fabricar papel, cuerda, cordel, sacos e incluso tela. Los dos tercios restantes (las fibras internas) se pueden utilizar como lecho para animales, tierra de cultivo, materiales absorbentes de aceites y relleno de plástico. El kenaf requiere menos energía que los árboles para producir pasta y es además mucho más resistente. El kenaf y otras fuentes alternativas de pasta desempeñarán sin duda un papel importantísimo en la futura producción de papel.

En el uso mundial de la madera, la construcción ocupa un lejano tercer lugar tras el combustible y el papel. Sin

[1] *N. de T.*: Debemos tener en cuenta que un «típico periódico dominical» en EE UU puede ser con diferencia mucho más extenso que un periódico dominical español. Del mismo modo, la tradición del periodismo universitario está más arraigada en el país norteamericano y, por tanto, la edición referida también puede contener más páginas que una edición de un periódico universitario español. Luego estos ejemplos son relativos.

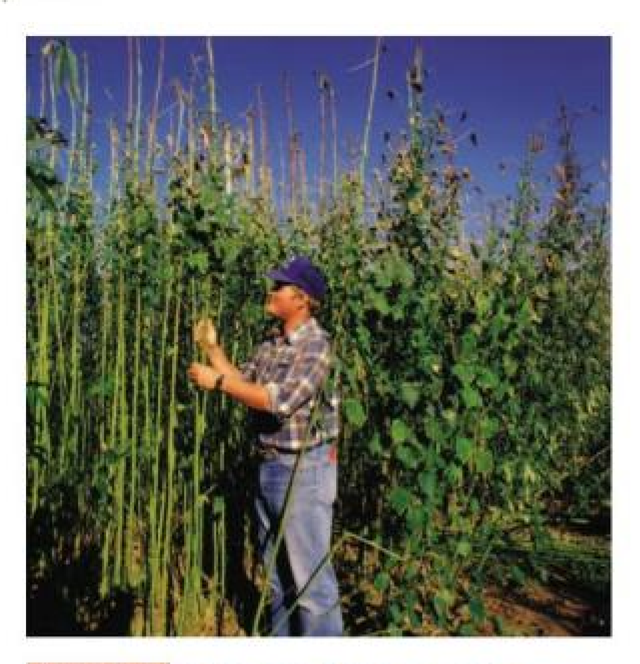


**Figura 5.18.** El kenaf, una fuente alternativa no leñosa para pasta de papel.

El kenaf puede cultivarse en los campos de regiones de clima templado. Crece mucho y rápido, y produce un tallo que puede usarse casi al completo en la fabricación de papel.

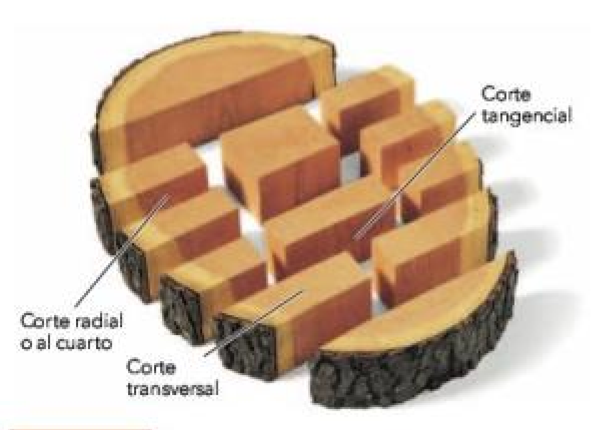



**Figura 5.19.** Cortes de madera industrial.

En los aserraderos o almacenes de madera, ésta se puede cortar de forma tangencial, radial o al cuarto, o transversal. La mayoría de las grandes planchas que encontramos en estos almacenes se cortan de manera tangencial. La madera que se corta radial o al cuarto posee un veteado más uniforme y es más resistente, pero se obtienen pocos cortes por tronco. La madera que se corta de manera transversal es la que se utiliza como leña.

embargo, la madera es aún el principal material de construcción en los países en desarrollo, donde la mayoría de las personas no pueden permitirse otro material. Incluso en Estados Unidos, el 94% de las casas tienen al menos un marco o estructura de madera, fabricado normalmente con madera de pino de Oregón. La madera de la tuya o *cedro rojo* es la favorita para fabricar tejas de madera, mientras que la madera de roble se suele utilizar para fabricar suelos de madera dura, para los barcos y para las traviesas de las vías férreas.

## La estructura de la madera puede estudiarse según tres planos de sección

La madera que encontramos en un almacén puede tener diversos aspectos dependiendo de cómo esté cortada (Figura 5.19). Un corte **transversal** proporciona una sección circular de través. Un corte **radial** es longitudinal y atraviesa el centro del tallo. Un corte **tangencial** es también longitudinal, pero atraviesa el radio en ángulo recto en lugar de atravesar el centro del tallo.

En cuanto a las maderas industriales, se pueden obtener planchas rectangulares mediante dos procesos. En el **aserrado tangencial**, los anillos de crecimiento son muy variables y suelen ser líneas onduladas más o menos paralelas. Como este tipo de plancha se suele combar, apenas se utiliza en proyectos de construcción. En el **aserrado radial** o **al cuarto**, los anillos de crecimiento dibujan líneas paralelas dispuestas a lo largo de la tabla. Este tipo de tabla uniforme no se comba, pero el aserrado malgasta mucha madera y debe ser muy exacto.

La **chapa**, que es un conjunto de restos de grandes troncos, consiste en un corte tangencial continuo con un mínimo ángulo, de manera que el corte no se interrumpe. Normalmente suelen tener 1 ó 2 milímetros de grosor y se utilizan para dar una apariencia externa bonita al revestir maderas o compuestos más baratos o menos bonitos, como los aglomerados en la fabricación de mobiliario o de paneles. El contrachapado es el resultado de pegar varias chapas más gruesas para una mayor resistencia. Normalmente, cada capa se adhiere en diferente orientación a la anterior para obtener más resistencia. El aglomerado está hecho de trocitos de madera o de astillas pegados entre sí.

## Las propiedades de la madera, como la dureza y el veteado, pueden variar

Como podremos imaginar, las características de la madera han sido estudiadas en profundidad tanto desde el punto de vista práctico como botánico. Entre las propiedades de la madera encontramos la dureza, la densidad, la

durabilidad, el veteado, la textura y el contenido de humedad. Según sus propiedades, algunos tipos de madera se usan fundamentalmente para un fin, mientras que otros tienen diversos usos. Por ejemplo, la pícea roja es la fuente principal de pulpa de madera, pero también se utiliza para fabricar tablas armónicas para pianos y remos para barcas. El nogal americano, una fuente importante para la fabricación de mangos de herramientas, se utiliza también para ahumar la carne. El pino tea se usa no sólo para obtener pulpa de madera y aguarrás, sino también para fabricar las traviesas de las vías férreas y numerosas piezas de madera para la construcción.

La madera de las Dicotiledóneas, como el nogal americano, el arce y el roble, se denomina comúnmente **madera dura** o **de frondosas**, porque contiene muchas fibras, lo que dificulta las acciones de clavar y aserrar, pero también la hace más resistente a los daños. Estas cualidades hacen que la madera dura sea un componente excelente para muchos productos duraderos (Figura 5.20). Por lo general, la madera dura tiene un mayor contenido energético con respecto a su peso específico que la madera de Gimnospermas como las Coníferas. Por esta razón, es excelente para producir leña y carbón vegetal, ya que arde durante mucho tiempo. El carbón vegetal se fabrica quemando madera dura en una atmósfera pobre en oxígeno, con lo que la mayoría del carbono se mantiene, mientras que los componentes líquidos de la madera se evaporan.

Por el contrario, la madera de las Coníferas recibe el nombre de **madera blanda** o **resinosa**, pues suele contener menos fibras y carece de vasos, lo que la hace más blanda que la madera de Dicotiledóneas. En términos generales, la madera de las Coníferas es menos densa y por tanto flota con más facilidad, pero también arde con más rapidez. Es más fácil de aserrar, pero es también más vulnerable a los daños. El pino de Oregón, el árbol más común en los bosques del oeste de Estados Unidos, es fuente de la mayor parte de madera blanda utilizada en la construcción.




**Figura 5.20.** Las guitarras se fabrican con diferentes variedades de madera dura.

Los términos *madera dura* y *madera blanda* son generalizaciones, pues no todas las Dicotiledóneas son de madera dura ni todas las Coníferas son de madera blanda. Por ejemplo, la madera de balsa es extremadamente blanda y ligera, y procede de una Dicotiledónea tropical, mientras que ciertas especies de pinos presentan una madera más dura que la de algunos árboles dicotiledóneos.

La dureza real de la madera depende de la **densidad**, o la cantidad de materia por unidad de volumen. Una característica relacionada es la **gravedad específica**, o la proporción entre el peso de la madera y el peso correspondiente al volumen equivalente del agua a temperatura ambiente. Las diferencias en la gravedad específica de la madera se atribuyen a la proporción entre la sustancia de la pared celular y el lumen, el espacio que una vez ocupó el contenido celular. Las fibras también pueden ser la causa de diferencias en la gravedad específica. Si las fibras poseen paredes gruesas y lúmenes estrechos, la gravedad específica suele ser alta. Por otro lado, si las fibras poseen paredes finas con lúmenes gruesos, la gravedad específica suele ser baja. Básicamente, la gravedad específica nos indica si algo flota o se hunde. La mayoría de las maderas flotan, pero algunas maderas duras, como la «madera de hierro», se hunden.

La **durabilidad** es el punto hasta el cual la madera es resistente a la rotura y a la descomposición por la acción de hongos, bacterias o insectos. La madera duradera, como la del cedro y la de la falsa acacia negra, contiene ácido tánico, también conocido como *tanino*, que repele la mayoría de los organismos causantes de la descomposición de la madera.

El **veteado** (conjunto de vetas o fibras) es la alineación general de las células conductoras del xilema. En una madera de *veteado recto*, las células conductoras están alineadas paralelamente al eje longitudinal de la pieza de madera. En una madera de *veteado cruzado*, las células conductoras no son paralelas al eje largo de la madera. En una madera de *veteado espiral*, la disposición de las células conductoras forma gradualmente una espiral por el tronco en sentido ascendente y descendente. En una ma-

dera de *veteado alterno*, la orientación del veteado cambia durante la vida del árbol. Un ejemplo de madera de veteado recto es el olmo común (*Ulmus minor*), mientras que el sicómoro (*Platanus*) posee un veteado alterno.

La **textura** se refiere al tamaño de las células del xilema y del floema y al de los anillos de crecimiento. Una textura basta se debe a la presencia de numerosos vasos de gran tamaño y radios anchos. Una textura fina se debe a la presencia de vasos pequeños y radios estrechos. Una textura irregular es consecuencia de la gran diferencia de tamaño entre las células tempranas (primavera) y las tardías (final de verano u otoño) dentro de un mismo anillo de crecimiento.

El **contenido de humedad** es el porcentaje de agua por unidad de peso. En los bosques, la madera está compuesta en un 75% por agua. La madera secada (curada) contiene entre un 10% y un 20% de agua. La madera seca contiene de un 55% a un 75% de celulosa, de un 15% a un 25% de lignina y un 20% o menos de aceites, taninos, resinas u otros compuestos. La proporción entre tanino y celulosa puede variar considerablemente. La madera seca se utiliza para fabricar mobiliario y casas, ya que no encoge y, por tanto, es menos probable que se rompa.

Además de estas propiedades, otras, como la nudosidad, pueden afectar a la calidad y apariencia de la madera. Los nudos son simplemente las regiones donde las ramas se unen al tronco. Mientras una rama está viva, su sistema vascular se conecta con el del tronco. Cuando la rama muere, el tronco sigue expandiéndose y crece alrededor de la rama, pero ya no existe conexión vascular alguna. Cuando se corta la madera, las partes de la rama con conexiones vasculares forman nudos muy tirantes, pero donde ya no hay conexión vascular con el tronco los nudos quedan sueltos. Como las ramas suelen producir madera de reacción en el lugar donde se unen con el tronco, su madera es densa y difícil de aserrar. La madera que relativamente carece de nudos procede de árboles de gran tamaño y anchura, cuyas ramas se encuentran en su mayoría cerca en la parte superior. Sin embargo, los nudos pueden considerarse un valor añadido, como en el caso de la madera de pino nudosa, empleada para revestir y para fabricar mobiliario.

## El látex, la resina y el sirope de arce son algunos de los productos que pueden obtenerse de los fluidos de la madera

Numerosas plantas con flores producen diversas formas de látex, una sustancia lechosa que bloquea la entrada de organismos nocivos e insectos por las heridas, y que frecuentemente contiene compuestos que impiden el crecimiento de hongos y de bacterias. El látex vegetal es muy útil para los humanos, pues es la base de la industria del caucho y también una fuente para la industria farmacéutica (*véase* el cuadro *Las plantas y las personas* en la página siguiente).

Los pinos y muchas otras Gimnospermas producen resina, una sustancia pegajosa que fluye a través de los canales del xilema y floema secundarios, de la peridermis y las hojas (Figura 5.21). La palabra *resina* deriva de los términos griego y latino para «pino». Aparentemente, la resina se encarga de sellar las heridas e impedir la entrada de organismos portadores de enfermedades. Un árbol dañado suele segregar una abundante cantidad de resina por la superficie del tronco. La trementina, un componente semifluido de la resina, se evapora y deja atrás un compuesto ceroso conocido como *colofonia*, que sella la herida. Algunos insectos, como la polilla resinera de la secuoya, se sienten atraídos por la resina y depositan sus huevos en ella. Las larvas se introducen en el árbol, provocando un mayor daño, así como más secreción de resina.

Cuando la madera blanda de Coníferas se quema, la trementina hace que la madera prenda rápidamente, ocasionando el burbujeo y el chasquido propios de la explosión de las bolsas de resina. La madera dura de los árboles con flores suele carecer de resina, y por eso arde de manera más suave y lenta. La trementina o aguarrás, que se extrae de maderas blandas como el pino, se utiliza para fabricar pinturas y disolventes, tintas, lacas, jabones y abrillanta-

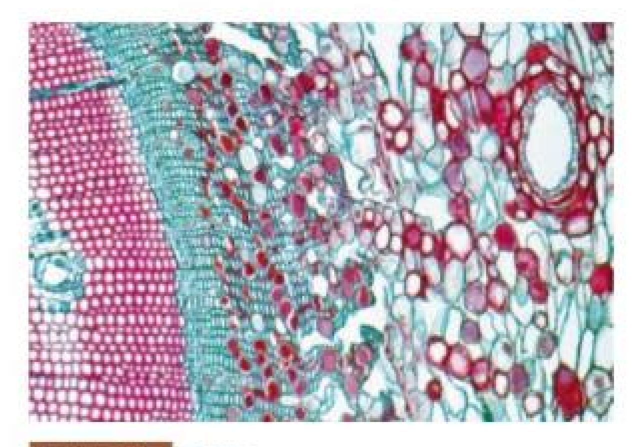


**Figura 5.21.** Resina.

Algunas Gimnospermas, incluidos los pinos, producen resina, una sustancia que sella las heridas para protegerlas de un mayor daño, así como de enfermedades. La resina fluye a través de los conductos del xilema, del floema y de la peridermis.

LAS PLANTAS Y LAS PERSONAS

## Varios procedimientos para producir caucho

El látex elástico utilizado para elaborar caucho procede originalmente del árbol del caucho (*Hevea brasiliensis*), que es oriundo de América Central y del Sur. Hacia el año 1600 a.C., los mayas recolectaban látex de los árboles y lo convertían en grandes bolas de caucho y material para empalmar, el cual utilizaban para sujetar la cabeza del hacha al mango. Los mayas añadieron jugo de campanilla al látex para evitar que el caucho se quebrara. En 1839, Charles Goodyear descubrió casualmente una variante de este proceso al verter una mezcla de caucho, plomo y azufre sobre una estufa caliente. Este proceso de calentamiento del caucho, conocido como *vulcanización*, da como resultado productos de caucho elásticos y duraderos.

Los «caucheros» se encargan de recolectar el látex de los árboles del caucho. Su tarea es la de realizar una incisión en la corteza de cada árbol a primera hora de la mañana y recoger el látex en un recipiente. El látex, que contiene caucho, agua y proteínas, debe ser procesado con rapidez para evitar que se estropee. Un solo árbol puede ser un fructífero productor durante 25 años o más. Actualmente, el 80% del caucho natural que se recolecta procede de las plantaciones del sudeste asiático, sobre todo de Malasia y Tailandia.

Durante la Segunda Guerra Mundial, cuando los japoneses suspendieron el suministro de caucho natural a Estados Unidos, los químicos desarrollaron rápidamente un método para fabricar caucho artificial a partir de petróleo. Ahora, más de dos tercios de la producción de caucho mundial es sintética. Sin embargo, el alto coste de la fabricación de caucho artificial a partir de petróleo, así como del transporte de caucho natural desde los países tropicales ha urgido a los científicos a estudiar la capacidad de otros vegetales para producir látex. Por ejemplo, las especies de girasoles (*Helianthus*) y el guayule (*Parthenium argentatum*) son posibles fuentes de caucho. Los girasoles crecen por toda Norteamérica, mientras que el guayule crece en el suroeste de Estados Unidos y en el norte de México. El caucho del guayule sólo contiene el 20% de las proteínas que contiene el caucho del árbol *Hevea brasiliensis*. Como consecuencia, la alergia al caucho de productos fabricados a partir del guayule, como, por ejemplo guantes de látex, no es tan frecuente.



Una mujer recoge savia de un árbol del caucho en la provincia de Yunnan, China.

dores, entre otros compuestos. La colofonia tiene también una gran variedad de usos, como por ejemplo, en materiales de sellado y adhesivos. En los días en que los barcos se fabricaban con madera, la colofonia se utilizaba para hacerlos estancos al agua. Hoy en día, se emplea en la fabricación de barnices y ceras para el acabado de la madera. Los lanzadores y bateadores de béisbol utilizan la colofonia para agarrar mejor la pelota o el bate, y los bailarines la usan para mejorar la tracción. La colofonia también refuerza el grado y la sutileza del contacto entre el arco y las cuerdas de un violín.

Las Coníferas fósiles del Mar Báltico y de otras regiones producían grandes cantidades de resina, que se recogía en montones que podían pesar entre 1 y 45 kilos. La resina fosilizada, conocida como *ámbar*, tiene millones de años de antigüedad. Algunos insectos y bacterias primitivos que quedaban atrapados en la resina se fosilizaron con ella (Figura 5.22). Las bacterias de más de 30 millones de años han sido revividas gracias al ámbar. No obstante, generalmente el ADN en el ámbar está muy degradado. La idea de que la sangre de un dinosaurio en mosquitos fosilizados pudiese ser la fuente de genes para recrear los dinosaurios es simplemente un producto de la imaginación para las tramas de libros y películas. Con todo, el ámbar fosilizado sirve como ventana hacia el pasado prehistórico y también ha sido literalmente explotado como material para joyería.

Otro producto obtenido de los fluidos de la madera es la savia dulce que se recoge tras haber realizado una incisión en el xilema externo de los arces a principios de la primavera. Después de un calentamiento y una evaporación suficientes, la savia se convierte en sirope de arce y



**Figura 5.22.** Insecto en ámbar.
El ámbar es resina fosilizada que se forma debido a la polimerización natural de los componentes orgánicos.

después en azúcar de arce. A veces, se piensa que la savia procede del floema que transporta los azúcares desde las hojas hasta la raíz, pero en realidad procede del almidón que se almacena en el xilema de la raíz durante el invierno, cuando no están presentes las hojas. Durante las templadas mañanas primaverales, la savia se expande y es empujada a través del xilema por todo el tronco. Mediante un proceso denominado *azucarado*, se recoge la savia realizando perforaciones en el tronco, donde se insertan una especie de llaves que drenan la savia, la cual cae en recipientes o tubos que la conducen a una instalación central, donde se hierve el agua para obtener el sirope de arce.

## El corcho industrial procede de la parte gruesa externa de algunos árboles

Las células suberosas de la corteza externa proporcionan al tronco flexibilidad e impermeabilidad, de manera que el corcho es excelente para fabricar tapones o «corchos» extraíbles para las botellas de vino y otros recipientes. La flexibilidad del corcho le permite volver a su forma original tras haber sido deformado, lo que lo hace también muy útil para tablones de anuncios. La fuente de corcho más importante es el alcornoque (*Quercus suber*), que posee una corteza externa muy gruesa que consiste en su mayoría en células suberosas (Figura 5.23). Aproximadamente cada 10 años tiene lugar una recolección inocua de corcho en los alcornoques, endémico de la región Mediterránea. Recientemente, y por motivos económicos, algunas bodegas han sustituido el corcho natural por otro fabricado con plástico sintético.

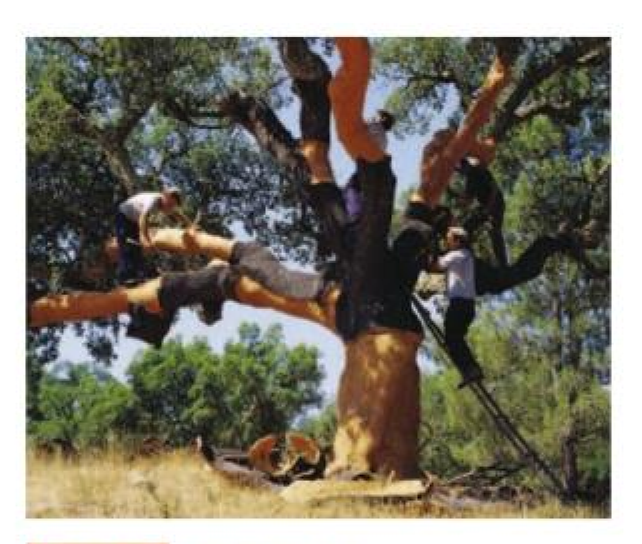


**Figura 5.23.** Corcho industrial.
La corteza externa del roble (*Quercus suber*) se arranca y se emplea con fines comerciales para hacer corchos para las botellas de vino y otros productos comerciales. El árbol sigue viviendo y se regenera, estableciendo un nuevo cámbium suberoso y produciendo más corcho a partir del floema secundario restante.

## Los árboles son un recurso natural renovable, pero limitado

Antes de que el ser humano existiera, los bosques cubrían una superficie de la Tierra inmensamente mayor que la actual, y la cantidad de suelo forestal se mantenía relativamente constante. Cuando los árboles morían debido a enfermedades o a incendios causados por relámpagos, eran sustituidos por otros nuevos que crecían de manera natural. Sin embargo, hace unos 10.000 años, con la llegada de la civilización humana, la extensión de los bosques de la Tierra comenzó a disminuir. En ocasiones, los cazadores prendían fuego a los bosques para hacer salir a los animales de caza de sus guaridas, y los agricultores deforestaban los terrenos para poder cultivarlos. Cuando la madera útil se acababa y se había agotado el suelo de nutrientes, la gente simplemente se mudaba. Esta técnica, referida a menudo como *agricultura de roza y quema*, todavía se practica en algunas selvas tropicales.

A lo largo de la historia de la Humanidad, la madera se ha utilizado para calentar, cocinar y construir. Los bosques se han reemplazado por granjas y ciudades, o simplemente se han agotado y no se han reemplazado. Hoy en día, sólo contamos con cerca de la mitad de los bosques originales mundiales, y sólo un pequeño porcentaje de estos bosques son «rodales antiguos», esto es,



# BIOLOGÍA DE LA CONSERVACIÓN

## Uso sostenible de los recursos madereros

En los últimos años, la explotación forestal sostenible, en ocasiones conocida como *nueva explotación forestal*, ha intentado desarrollar nuevos métodos mediante los cuales se pueda obtener madera sin que la Biodiversidad y la salud de los ecosistemas a largo plazo se vean afectados. Un importante componente de la nueva explotación forestal ha sido la implantación de estrategias de gestión para asegurar la producción continua de árboles que puedan ser talados. La explotación forestal sostenible tiene como objetivo mantener la producción de madera en un área determinada a un ritmo constante a lo largo del tiempo. Básicamente, esto significa que deben plantarse nuevos árboles al mismo ritmo que se talan, y se les debe permitir crecer hasta alcanzar un tamaño similar al de los que reemplazan. Hasta ahora, la explotación forestal sostenible sólo ha tenido éxito en unas pocas zonas aisladas. Incluso cuando la tasa de reforestación se equipara a la tasa de tala, los árboles nuevos raramente alcanzan el tamaño de los que fueron talados. Los días en los que se recolectaba madera de los rodales antiguos en Estados Unidos han quedado atrás, porque estos bosques ya no existen, salvo los que están protegidos. Los expertos saben que lograr una explotación forestal sostenible puede llevar mucho tiempo y varias rotaciones de cultivos. Convertir un bosque no sostenible en uno sostenible es parte de un proceso denominado *administración forestal*, en la que un bosque es percibido como una comunidad de seres vivos que deben ser comprendidos y respetados si se quiere que continúen produciendo cosechas de madera útil para el ser humano.

Un importante principio de la explotación forestal sostenible es talar los árboles de manera que se logre un restablecimiento lo más rápido posible de un bosque similar. Algunas especies, como el pino de Oregón o el pino torcido, presentan plántulas que crecen mejor a plena luz del día y repueblan naturalmente áreas que han sido arrasadas por tormentas o incendios forestales. Para tales especies, la corta a matarrasa es el método más adecuado, pues resulta más rápido restablecer un nuevo bosque sembrando plántulas pequeñas. Para las especies que se dan mejor parcialmente a la sombra, como muchos tipos de abetos, la corta parcial o entresaca suele ser el mejor método. En los bosques de especies mixtas, lo más adecuado sería aplicar una combinación de métodos.

El problema que presenta cualquier tipo de actividad agrícola es que la recogida de las cosechas arrastra consigo nutrientes del suelo. Pasadas varias generaciones de actividad agrícola, el suelo se vuelve pobre en nutrientes, y el rendimiento y el valor nutricional del cultivo disminuyen. Muchas regiones agrarias sufren este problema. De hecho, algunos nutricionistas creen que el aumento de ciertas enfermedades en las sociedades modernas puede estar directamente relacionado con los suelos pobres en nutrientes.



Corta parcial o entresaca.



Una descortezadora procesa un árbol.

Con respecto a la recogida de la madera, pueden pasar décadas hasta que se produzca la segunda cosecha. Una vez que se corta el bosque virgen, las cosechas sucesivas son notoriamente más pobres. Ésta suele ser la consecuencia de haber retirado nutrientes del suelo con cada cosecha, el cual se convierte en un suelo pobre. Una solución al problema del empobrecimiento de suelo sería descortezar los árboles *in situ*, en lugar de hacerlo en otro sitio. Asimismo, la corteza puede extraerse en el aserradero y llevarse de nuevo al lugar de la explotación. La corteza, que contiene floema, lleva una parte de los nutrientes del suelo que ha tomado el árbol. Cuando los valiosos iones del suelo ascienden desde el suelo por el árbol a través del xilema, se incorporan a las moléculas orgánicas de las hojas. Cuando el árbol se tala, la madera útil contiene muy pocos minerales disueltos. Realizar el descortezamiento en el lugar de cultivo o reforestación supone cambios en el procedimiento y en el equipamiento. Los beneficios económicos están a años de distancia, pero la gestión lógica dicta que esta aplicación debería ser puesta en práctica.

que no han sido perjudicados por el uso humano. Por ejemplo, en el noroeste del Pacífico y en Canadá existen grandes áreas de bosques gestionados, pero muy pocas áreas de bosques naturales. En la parte continental de Estados Unidos, el 98% de los bosques se ha talado al menos una vez.

La deforestación, el proceso mediante el cual se reduce el terreno forestal, está limitando el suministro de árboles para la tala. Cada segundo se tala o se quema un área de selva tropical de al menos el tamaño de un campo de fútbol. A este ritmo actual de deforestación, las selvas templadas o tropicales nativas habrán desaparecido hacia el año 2030, y sólo nos quedarán los parques y los bosques gestionados. A pesar del hecho de que se están sembrando plántulas en diversos bosques gestionados, se talan árboles para su uso a un ritmo mucho mayor del que se reemplazan, una tendencia que las nuevas prácticas forestales están intentando corregir (*véase* el cuadro *Biología de la conservación* en la página 135).

La deforestación, especialmente en los bosques tropicales, reduce no sólo la cantidad de árboles, sino también la diversidad de especies arbóreas. Existen entre 80.000 y 100.000 especies de árboles en el mundo. Actualmente, Estados Unidos cuenta con 1.000 especies, un número tres veces mayor que el de toda Europa. Sólo la región de los Apalaches posee más de 300 especies. Sin embargo, esos números palidecen si los comparamos con la diversidad arbórea de los bosques tropicales, pese a que, hoy en día, estas regiones sólo ocupan menos de un 2% de la superficie terrestre. Un estudio llevado a cabo sobre un terreno de 10,4 hectáreas en un bosque tropical en Malasia identificó 780 especies de árboles, que equivale aproximadamente al número de especies endémicas de Estados Unidos y Canadá. En 1996, un científico encontró 476 especies de árboles en sólo una hectárea de la región de la selva atlántica brasileña, en las que se incluían 104 especies hasta entonces desconocidas en la región y 5 especies nuevas para la ciencia. En términos comparativos, todos los bosques templados suelen tener entre 2 y 20 especies de árboles por hectárea. Desgraciadamente, al menos un 20% de las especies de árboles de todo el mundo están el peligro de extinción a pocos años vista, incluyendo 250 especies en Estados Unidos. El Instituto de los Recursos Mundiales estima que la deforestación en los bosques tropicales es responsable de la pérdida de 100 especies de todo tipo de seres vivos cada día.

## Repaso de la sección

1. **¿Por qué algunas fuentes alternativas de productos de papel podrían ser importantes en un futuro?**
2. **¿Qué significan los términos *madera dura* y *madera blanda*?**
3. **Describe las siguientes características de la madera: densidad, durabilidad, veteado, textura y contenido de humedad.**
4. **Menciona algunos usos comerciales útiles de los fluidos de la madera.**
5. **¿Qué quiere decir que los árboles son un recurso natural renovable, pero limitado?**

# RESUMEN

## Introducción al crecimiento secundario

**Los meristemos laterales, cilindros de células en división, producen el tejido vascular y el tejido dérmico secundarios (págs. 115-116)**

Los meristemos laterales (el cámbium vascular y el cámbium suberoso o felógeno) incrementan el diámetro del tallo o de la raíz. El cámbium vascular produce xilema y floema secundarios, mientras que el cámbium suberoso produce tejido dérmico secundario.

**El cámbium vascular da origen al xilema secundario (madera) y al floema secundario (págs. 117-118)**

El cámbium vascular se forma entre el xilema y el floema primarios y, a continuación, aumenta su diámetro según añade xilema secundario hacia el interior y floema secundario hacia el exterior. El xilema y el floema secundarios incrementan la conducción, y el xilema secundario contiene lignina suplementaria, que proporciona un mayor sostén.

**El cámbium suberoso o felógeno da origen al tejido dérmico secundario (págs. 118-119)**

El cámbium suberoso produce peridermis, que sustituye a la epidermis y al córtex. La peridermis está formada por el cámbium suberoso, el súber o corcho (felema) y la felodermis. Como el cámbium suberoso no aumenta su diámetro, debe ser reemplazado. Las capas externas de la peridermis se mudan, al igual que la capa externa de la corteza.



**La corteza está formada por todos los tejidos externos al cámbium vascular (págs. 119-121)**
La corteza interna consiste fundamentalmente en floema secundario, mientras que la corteza externa consiste en todas las capas de peridermis externas al cámbium suberoso más reciente.

## Patrones de crecimiento de la madera y la corteza

**El cámbium vascular produce el xilema secundario, el floema secundario y el parénquima radial, así como mayor cantidad de cámbium vascular (págs. 122-123)**
Las células iniciales fusiformes producen xilema y floema, y las células iniciales radiales producen filas de células parenquimáticas denominadas *radios*, que asumen las funciones de reserva y de transporte lateral. Las células fusiformes y las células iniciales radiales se pueden dividir para incrementar el diámetro del cámbium vascular.

**La albura conduce agua y minerales, mientras que el duramen no (págs. 123-124)**
El *duramen* consiste en anillos internos xilemáticos inactivos, normalmente más oscuros que los anillos externos conductores que constituyen la *albura*. Los árboles producen sustancias antibacterianas y antifúngicas que ayudan a proteger el duramen de la descomposición y de los hongos.

**Los anillos de crecimiento de la madera reflejan la historia del crecimiento secundario de un árbol (págs. 124-125)**
Los anillos de crecimiento son normalmente líneas divisorias entre el crecimiento de final de verano de un año y el crecimiento de la primavera del año siguiente. Los anillos gruesos indican unas buenas condiciones de crecimiento.

**La dendrocronología es la ciencia que se ocupa de datar los anillos de un árbol, así como de la interpretación climática (págs. 125-126)**
Los anillos de crecimiento pueden revelar la edad del árbol y las condiciones de crecimiento. Asimismo, pueden ayudar a determinar las fechas de acontecimientos y utensilios humanos.

**El patrón de crecimiento de la madera anormal o de reacción contrarresta la inclinación (pág. 126)**
La madera de reacción se forma en la parte superior o en la parte inferior de los troncos y ramas inclinados como contrapeso. En las Dicotiledóneas, esta madera aparece en la parte superior y en las Coníferas en la parte inferior.

**El cámbium suberoso o felógeno se renueva con el crecimiento del tallo y de la raíz (págs. 126-128)**
Las células suberosas se impregnan de suberina, haciéndose impermeables al agua y evitando que el floema se filtre hacia la superficie. El cámbium suberoso se rompe y debajo se forman un cámbium suberoso y una peridermis nuevos. Como las capas externas de peridermis se desprenden, la corteza no se acumula tanto como la madera.

**Las lenticelas son poros en la corteza que facilitan el intercambio de gases (pág. 128)**
Las lenticelas son pequeñas hendiduras o franjas en la superficie del tallo, que permiten el paso de los gases a través de la corteza.

## Usos comerciales de la madera y la corteza

**La madera se utiliza principalmente como combustible, para obtener productos de papel y para la construcción (págs. 129-130)**
Mundialmente, los dos usos principales de la madera son como combustible y para la fabricación de papel, en una proporción equivalente, mientras que la construcción ocupa un alejado tercer puesto. La creciente demanda de papel está impulsando la investigación en recursos no forestales. La madera es todavía el material de construcción fundamental de los países en desarrollo.

**La estructura de la madera puede estudiarse según tres planos de sección (pág. 130)**
El corte transversal es una sección transversal circular. El plano radial o al cuarto es un corte longitudinal a través del centro del tallo. El plano tangencial es un corte longitudinal que no atraviesa el centro del tallo.

**Las propiedades de la madera, como la dureza y el veteado, pueden variar (págs. 130-132)**
Las Dicotiledóneas producen madera dura, que suele ser difícil de cortar. Las Coníferas producen madera blanda, que suele ser más fácil de cortar. La dureza está relacionada con la densidad y la gravedad específica. La durabilidad es la resistencia a la descomposición. El veteado es la alineación de las células xilemáticas. La textura se refiere al tamaño de las células y de los anillos de crecimiento. El contenido de humedad es el porcentaje de agua por peso. Los nudos son las regiones donde las ramas se unen con el tronco.

**El látex, la resina y el sirope de arce son algunos de los productos que pueden obtenerse de los fluidos de la madera (págs. 132-134)**
El látex se usa para fabricar caucho y productos farmacéuticos. La trementina y la colofonia se extraen de la resina. Algunos productos derivados de la trementina son los disolventes, tintas y lacas, mientras que de la colofonia se obtienen materiales de sellado y adhesivos. La resina fosilizada, denominada ámbar, se emplea en joyería. El sirope y el azúcar de arce proceden de la savia del xilema del arce.

**El corcho industrial procede de la parte gruesa externa de algunos árboles (pág. 134)**
La impermeabilidad y la flexibilidad hacen del corcho un buen material de cierre. La mayoría del corcho comercial procede del alcornoque.

**Los árboles son un recurso natural renovable, pero limitado (págs. 134-136)**
La deforestación ha reducido la superficie forestal y la diversidad de árboles, fomentando la necesidad de nuevas prácticas forestales.

## Cuestiones de repaso

1. En términos de la vida de una planta, ¿cuáles son los objetivos de los meristemos laterales?
2. Nombra los dos meristemos laterales y describe los tipos de células producidos por cada uno.
3. ¿En qué se diferencian la estructura y la función de la corteza externa y la corteza interna?
4. Expón la diferencia entre células iniciales fusiformes y células iniciales radiales.
5. ¿Cuál es la función de los radios?
6. Explica la diferencia entre duramen y albura.
7. Describe cómo pueden utilizarse los anillos de un árbol para datar acontecimientos y utensilios humanos.
8. ¿Por qué el cámbium suberoso es esencial para la salud de un árbol?
9. ¿Por qué la corteza externa es a la vez protectora y porosa?
10. ¿Por qué se están empezando a tener en cuenta fuentes de pasta de papel no forestales?
11. ¿Cómo puedes distinguir si una plancha se aserró de manera radial o tangencial?
12. ¿Por qué a la madera de las Dicotiledóneas se le dice *dura* y a la de las Coníferas se le dice *blanda*?
13. Escoge dos características generales utilizadas para describir la madera (como el veteado y la durabilidad) y explica por qué son importantes para los usos potenciales de la misma.
14. Explica por qué la corteza es útil desde el punto de vista comercial.
15. ¿Por qué la agricultura de roza y quema supone un problema?

## Cuestiones para reflexionar y debatir

1. ¿En qué sentido crees que el crecimiento secundario puede ayudar a una planta a competir por los recursos? ¿En qué sentido la haría vulnerable?
2. Una familia construye una casa de madera en medio de un precioso bosque. Un atardecer, sentados en el porche de madera de secuoya, comprueban cómo el bosque que rodea su hogar está siendo aclarado y la vista se deteriora por momentos. Debate los aspectos morales inherentes a esta situación.
3. ¿Por qué crees que el cámbium vascular es permanente, mientras que el suberoso se reemplaza periódicamente?
4. Algunas plantas sin semillas extintas fueron grandes árboles. El cámbium vascular de éstas produjo xilema y floema, pero no más células del cámbium para que éste se expandiera con el árbol. ¿Qué sucedió al final con estos árboles de semejante patrón de crecimiento?
5. Los términos *xilema* y *floema* ¿son sinónimos? Razona tu respuesta.
6. Algunos parques poseen «árboles tunelados», en los que el centro del tronco se ha retirado en su base, pero el árbol sigue siendo capaz de vivir. ¿Qué te parece esta práctica?
7. Si los árboles tienen el potencial de ser inmortales, ¿por qué crees que cada especie de árbol presenta una expectativa de vida característica?
8. ¿Qué efecto crees que tendrá a largo plazo el empleo de computadoras, Internet y correo electrónico en el uso del papel?
9. Dibuja una pequeña sección del cámbium vascular del tallo de una Dicotiledónea leñosa desde una vista de sección transversal; bastará con que dibujes 2 ó 3 células. Ahora, imagina que cada una de estas células contribuye a un nuevo elemento floemático seguido de un nuevo elemento xilemático. A continuación, realiza una división, de manera que la circunferencia del cámbium vascular aumente y guarde proporción con el diámetro creciente del tallo. Utilizando las células que has dibujado como punto de partida, realiza un diagrama de una secuencia de divisiones celulares y de las elongaciones celulares subsiguientes que completarían el proceso de desarrollo anteriormente descrito. Finalmente, realiza un diagrama de este mismo proceso tal y como aparecería en las secciones longitudinales radial y tangencial.

## Conexión evolutiva

Imagina la primera subpoblación de plantas herbáceas en las que un cámbium vascular se volvió activo y produjo xilema y floema secundarios. ¿Por qué esta actividad meristemática fue tan ventajosa como para convertirse en un avance evolutivo fundamental en los vegetales terrestres? ¿Por qué la activación de un cámbium suberoso más superficial supuso un co-desarrollo adaptativo?

## Para saber más

Davis, Wade. *El río*. Valencia: Pre-Textos, 2004. El autor es un etnobotánico que estudia los usos originarios de los vegetales y relata fascinantes historias.

Eastman, John, y Amelia Hansen (Ilustrador). *The Book of Forest and Thicket: Trees, Shrubs, and Wildflowers of Eastern North America.* PA: Stackpole Books, 1992. En este libro se incluyen historias interesantísimas sobre vegetales, animales y sus hábitat.

Maclean, Norman. *Young Men & Fire.* Chicago: The University of Chicago Press, 1992. El autor congrega los enigmáticos acontecimientos que rodearon la tragedia del incendio forestal de Mann Gulch en Montana, en el año 1949, donde una brigada contra incendios de 15 personas se vio reducida a 3 en dos horas.

Pakenham, Thomas. *Árboles excepcionales del mundo.* Barcelona: Blume, 2003. Este libro reúne fotografías y sucesos extraordinarios sobre 60 de los árboles más fascinantes del mundo.

Watts, T. May. *Tree Finder: A Manual for the Identification of Trees by Their Leaves.* Rochester, NY: Nature Study Guild, 1991. Identificación fácil de 161 especies de árboles caducifolios, incluidas claves para los árboles de la costa del Pacífico, de las Montañas Rocosas y del desierto.

6

# Ciclos vitales y estructuras reproductoras



Las piñas, flores, frutos y semillas son estructuras reproductoras vegetales.

## Introducción a la reproducción de las plantas

La reproducción asexual se produce mediante mitosis y da lugar a descendientes genéticamente idénticos entre sí a su progenitor

La reproducción sexual provoca variación genética

## Meiosis y alternancia de generaciones

Los núcleos hijos producidos por meiosis conservan una copia de cada cromosoma

El ciclo sexual de uan planta presenta fases pluricelulares tanto haploides como diploides

## Estructura de la piña y de la flor

En las Gimnospermas, algunos meristemos apicales producen conos

En las Angiospermas, algunos meristemos apicales producen flores

Una flor puede comprender hasta cuatro tipos de hojas modificadas

El número y la simetría de las partes de la flor pueden variar

La posición del ovario en una flor puede variar

Las estructuras florales son un ejemplo de cómo la selección natural puede modificar una forma ya existente

## Estructura de la semilla

Las semillas se forman a partir de óvulos en las brácteas de la piña o en los carpelos de la flor

Las semillas alimentan y protegen el embrión en desarrollo

En la germinación de las semillas, primero crece la raíz embrionaria atravesando la testa, y luego se inicia la formación de la plántula

## Estructura del fruto

Durante el desarrollo de las semillas en una planta con flores, el ovario se desarrolla para formar parte de un fruto o integrar su totalidad

Los frutos pueden clasificarse en simples, agregados o múltiples

Una serie de mecanismos dispersa las semillas y los frutos hacia nuevos lugares



Al igual que el resto de los organismos, las plantas se reproducen. Como aprendimos en el Capítulo 1, la reproducción vegetal es más variada y compleja que la reproducción humana. Los humanos sólo nos reproducimos sexualmente y mediante un único método, mientras que los vegetales presentan un abanico de posibilidades tanto sexuales como asexuales. La reproducción asexual, recordemos, requiere un solo progenitor y se produce descendencia genéticamente idéntica al parental. En cambio, en la reproducción sexual, el material genético de los dos progenitores se combina para producir descendencia, cuyo material genético es consecuentemente una combinación del de ambos padres. Veamos ahora algunos ejemplos que ilustran las variaciones de la reproducción sexual y asexual de los vegetales.

Por ejemplo, una planta de fresas se reproduce asexualmente generando tallos horizontales denominados *estolones*, que dan lugar a nuevas plantas en sus extremos. Durante la época de crecimiento, una fresa que genera estolones activamente puede extenderse muchos metros y producir una docena o más de nuevas plantas, todas exactamente iguales al original. Para obtener un semillero de fresas, un jardinero sólo necesita unos cuantos ejemplares, e inmediatamente tendrá plantas para regalar. Los horticultores conocen muchos métodos de reproducción vegetal asexual. Como veremos más adelante, algunos de estos métodos requieren de la intervención humana.

Numerosas plantas, como la caléndula (varias especies del género *Tagetes*) se reproducen exclusivamente de manera sexual. La célula espermática y la ovocélula se combinan mediante la fertilización para producir un cigoto que crece y se divide para dar origen a un embrión dentro de una semilla. En este proceso sexual, el material genético del vegetal masculino y el del vegetal femenino se combinan para producir descendencia similar, pero también diferente a cada progenitor. En la mayoría de los casos, la reproducción sexual en las plantas implica la presencia de semillas. Sin embargo, éstas no siempre nacen de la reproducción sexual. Algunas plantas, como el diente de león común y la fresa, pueden producir semillas mediante un proceso sexual o asexual.

En el Capítulo 1, vimos que las plantas presentan dos fases o formas adultas, que se alternan para producirse mutuamente. En el capítulo que nos ocupa, veremos cómo estas dos formas adultas varían según el vegetal. Asimismo, examinaremos las estructuras relacionadas con la reproducción sexual de las plantas con semillas: piñas, flores, semillas y frutos.









# Introducción a la reproducción de las plantas

Cuando esperamos con ansia una comida deliciosa, podría parecer que «vivimos para comer». Por supuesto, desde el punto de vista biológico, «comemos para vivir». Huelga decir que la reproducción tiene también un contexto biológico. El éxito relativo de la reproducción de las diferentes especies es la base de su éxito o fracaso evolutivo. Por ejemplo, si los pinos no se reprodujeran al menos con el mismo éxito que otros vegetales que compiten por su espacio de crecimiento, terminarían por extinguirse.

Cuando regalamos flores a alguien, no solemos pensar que son unas bellas estructuras diseñadas para facilitar la reproducción sexual en las plantas. Y, precisamente, es ése su objetivo. Las flores son estructuras que atraen a los insectos y otros organismos que, por su parte, ayudan a distribuir el polen. En cierto sentido, casi todo lo que hay en un vegetal o en cualquier otro organismo optimiza su éxito reproductor. Las estructuras, procesos y comportamientos que no mejoran el éxito de la reproducción tienden a no producirse, pues representan una inversión de energía que puede ser utilizada de un modo más eficaz.

La reproducción podría describirse en términos del ciclo vital. El **ciclo vital** de una especie es la secuencia de etapas que abarcan desde la edad adulta de una generación hasta la edad adulta de la generación siguiente. Como hemos visto, un ciclo vital puede ser sexual o asexual. En esta sección veremos, *grosso modo*, las diferencias entre la reproducción sexual y asexual de las plantas.

## La reproducción asexual se produce mediante mitosis y da lugar a descendientes genéticamente idénticos entre sí a su progenitor

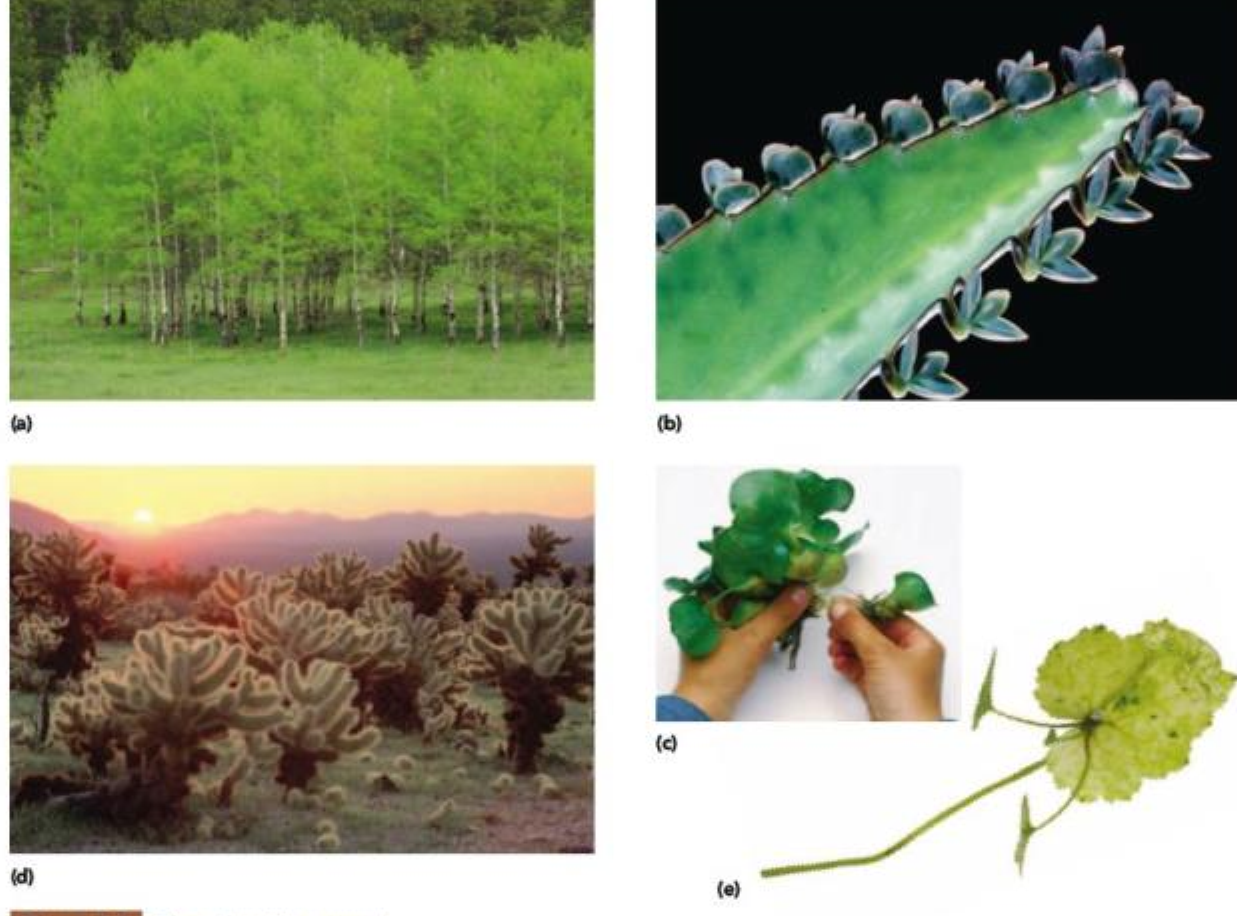
La reproducción asexual, también conocida como *reproducción vegetativa*, implica la presencia de un solo progenitor, y la descendencia que resulta es genéticamente idéntica a dicho parental. Los miembros de esta descendencia suelen ser referidos como **clones** del progenitor. Mediante la reproducción asexual, un vegetal bien adaptado a un medio estable puede producir descendencia rápidamente, la cual gozará de un éxito igual en dicho medio.

En la reproducción asexual se produce división celular mediante mitosis, que es la división nuclear que da lugar dos núcleos hijos idénticos al núcleo padre (Capítulo 2). Como podemos observar en la Figura 6.1, las plantas se reproducen asexualmente de varias maneras. Uno de los métodos es a través de vástagos adventicios, también conocidos como «chupones», que emergen de las raíces de algunas especies, como el álamo temblón. En algunas plantas, la descendencia pueden originarse de manera asexual a partir de las hojas, como en el caso del *Kalanchoe* y del helecho *Woodwardia radicans*, el cual produce un nuevo ejemplar cada vez que una de sus hojas toca el suelo. En un invernadero y un laboratorio, numerosos vegetales pueden multiplicarse plantando estacas o esquejes, mediante otras técnicas similares o mediante métodos de cultivo de tejidos. A menudo, los estudiantes especializados en Horticultura reciben clases de multiplicación vegetal que los ejercitan en la utilización de dichos métodos. Cada planta resultante de una reproducción asexual es un clon del progenitor, genéticamente idéntico y producido de manera natural.

Las plantas recurren más a la reproducción asexual que los animales. Uno de los motivos podría ser que la estructura de las plantas, en la que el crecimiento primario se limita a los meristemos apicales, se presta fácilmente a la reproducción asexual. Por tanto, si las células de una raíz, tallo u hoja pueden convertirse en un meristemo apical del vástago, puede formarse un nuevo tallo, que a su vez puede formar con facilidad una raíz en su base. Otro de los motivos puede ser que, al competir con otras plantas por el espacio de crecimiento, la reproducción asexual les permite obtener este espacio más rápidamente.

## La reproducción sexual provoca variación genética

La reproducción sexual implica la presencia de un progenitor de cada sexo y da lugar a descendientes genéticamente diferentes entre sí a los padres, que presentan una mezcla de genes de cada padre. En este sentido, la reproducción sexual da como resultado nuevas combinaciones genéticas. Aunque la reproducción sexual se da en todos los medios, es especialmente importante para aquellas plantas que viven en ambientes cambiantes, o para los que crecen en diversos ambientes. Como la descendencia originada por reproducción sexual es genéticamente diferente a la progenie, uno o más hijos pueden adaptarse mejor a un medio determinado, dotando así a la especie de una ventaja competitiva.



(a) (b) (c) (d) (e)

**Figura 6.1.** **Reproducción asexual.**

Las plantas presentan diversas maneras de reproducirse asexualmente. **(a)** En algunos vegetales, como el álamo temblón, surgen vástagos adventicios a partir de yemas que se forman en la raíz. El grupo entero de árboles recibe el nombre de *clon*. Ocasionalmente, en otoño, se pueden distinguir los diversos clones, porque las hojas cambian de color en diferentes momentos. **(b)** Algunas plantas suculentas, como *Kalanchoe daigremontiana*, producen plántulas adventicias en los bordes de las hojas. Las plántulas se caen de la hoja y se enraízan rápidamente en el suelo. **(c)** El jacinto de agua (*Eichhornia crassipes*) produce nuevas plantas en tallos cortos que se rompen para liberarlos. El jacinto de agua se reproduce tan rápidamente que llega a atascar canales de agua en algunas regiones tropicales o subtropicales, como el estado norteamericano de Florida. **(d)** Los cactus *Cholla* (varias especies del género *Opuntia*) producen segmentos de tallo que se rompen con facilidad y caen al suelo para dar lugar a nuevos ejemplares. A menudo, estos segmentos se adhieren a la ropa o al pelaje de los animales, dispersando de esta manera la especie. **(e)** La planta *Tolmiea menziesii* origina nuevas plántulas en la base de cada hoja.

En la reproducción sexual vegetal participan dos tipos de células reproductoras: espermatozoides y ovocélulas. El espermatozoide (la célula reproductora masculina) fecunda una ovocélula (la célula reproductora femenina), creando un zigoto que se convierte en un embrión, que a su vez dará lugar a un organismo adulto. En consecuencia, el espermatozoide y las ovocélulas son **gametos** (del griego *gamein*, «casarse»). En las Gimnospermas y Angiospermas, el embrión está contenido en una semilla, un estructura que incluye el embrión y una reserva de alimentos, todo agrupado dentro de una testa protectora.

La reproducción sexual conlleva algún riesgo, pues las células espermáticas o las ovocélulas pueden dañarse o destruirse, impidiendo que se produzca la fecundación. De hecho, algunos científicos opinan que uno de los objetivos de la reproducción sexual podría ser eliminar poblaciones o genes nocivos, forzando a cada organismo a

pasar por una etapa unicelular en la que ciertos genes han de funcionar correctamente para que la célula sobreviva.

La reproducción sexual es además muy intensiva en términos energéticos. Primero, deben producirse espermatozoides y ovocélulas. Seguidamente, se necesita una gran producción de energía para que el desarrollo del zigoto dé lugar a un embrión y, finalmente, a un organismo adulto pluricelular. Dadas estas condiciones, ¿por qué se produce la reproducción sexual? Aparentemente, la diversidad genética generada por la reproducción sexual proporciona una inmensa ventaja selectiva a muchos organismos. Si la descendencia posee variabilidad genética, la especie tendrá un mayor potencial para sobrevivir en un ambiente determinado, especialmente si algún parámetro de dicho ambiente sufre un cambio.

Algunas plantas, como el diente de león y la violeta, cuya reproducción es tanto sexual como asexual, proporcionan a los científicos un medio para comprobar el valor selectivo de la reproducción sexual y asexual en un abanico de ambientes cambiantes o estables. Algunos grupos de investigación trabajan en este tipo de experimentos.

### Repaso de la sección

1. **¿En qué se diferencia la reproducción asexual de la sexual?**
2. **¿Cuáles son los métodos de reproducción asexual en las plantas?**
3. **Cita algunas razones por las que las plantas se reproducen sexual y asexualmente.**

# Meiosis y alternancia de generaciones

En algún momento durante su ciclo vital sexual, todos los organismos pluricelulares recuperan esas dos células únicas, el espermatozoide y la ovocélula, que se combinan para convertirse en un zigoto que da lugar a un nuevo organismo pluricelular. El espermatozoide y la ovocélula deben tener cada uno la mitad del número de cromosomas que una célula de un organismo adulto. Si el número de cromosomas no se dividiera a la mitad, cada generación tendría en cada célula el doble de cromosomas que la generación anterior. Tras unas pocas generaciones, las células estarían repletas de cromosomas y no habría espacio para nada más. En esta sección estudiaremos la **meiosis**, un tipo de división celular únicamente implicada en la reproducción sexual, que tiene como resultado dos células hijas con la mitad de cromosomas que las células originales.

## Los núcleos hijos producidos por meiosis conservan una copia de cada cromosoma

Los dos tipos de división celular, mitosis y meiosis, tienen diferente repercusión en el número de cromosomas de las células hijas. En la mitosis, el núcleo original se divide para producir *dos* núcleos hijos, cada uno con el *mismo* número de cromosomas que el núcleo original. De esta manera, la mitosis y la citocinesis (división del citoplasma), producen dos células hijas con cromosomas idénticos a los de la célula original, siempre y cuando no haya tenido lugar ninguna mutación. En la meiosis, el núcleo se divide *dos* veces para producir *cuatro* núcleos hijos, cada uno con la *mitad* de cromosomas que el núcleo original.

El número de cromosomas en una célula puede variar de una especie a otra. Un cuerpo celular común de un organismo, esto es, cualquier célula que no sea reproductora (célula espermática y ovocélula) se denomina *célula somática* (del griego *soma*, «cuerpo»). En los vegetales, una célula somática contiene uno o dos juegos de cromosomas. En una célula con dos grupos de cromosomas, cada par de ellos consiste en un cromosoma derivado de la ovocélula y otro derivado del espermatozoide. Cada par de cromosomas se conoce como par de **cromosomas homólogos**, puesto que ambos contienen genes destinados a controlar las mismas características. Una célula con dos grupos de cromosomas se dice que es **diploide** (del griego *diplous*, «doble»). Una célula que contiene un solo grupo de cromosomas se dice que es **haploide** (del griego *haplous*, «único»). El número de cromosomas de una célula diploide es referido como $2n$, y el de una haploide como $n$. Por ejemplo, en los humanos, el número diploide ($2n$) es 46 y el número haploide ($n$) es 23. En la prímula (*Oenothera lamarckiana*), el número diploide ($2n$) es 14, y el número haploide ($n$) es 7. Las células vegetales y, de hecho, especies vegetales enteras, pueden ser **poliploides**, lo que significa que tienen más que el número diploide ($2n$). Como veremos en sucesivos capítulos, las plantas poliploides pueden tener una importante repercusión en la especiación.

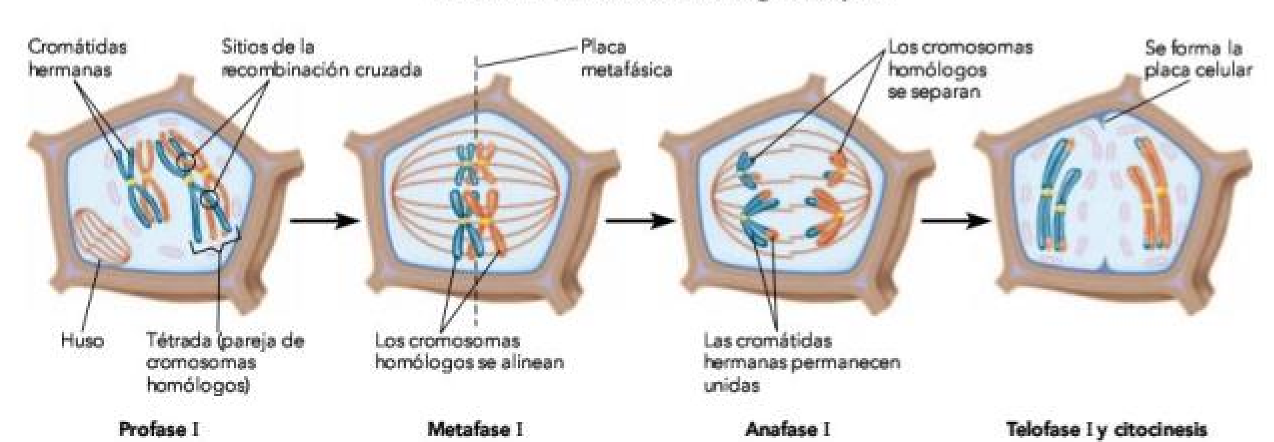
### *Meiosis I*

En las plantas, la mitosis puede tener lugar en células haploides, diploides o poliploides. Por ejemplo, si la célula original es haploide, entonces cada célula hija será haploi-

de, teniendo un solo grupo de cromosomas. Si la célula original es diploide, entonces cada célula hija será también diploide.

Por el contrario, la meiosis sólo puede darse en una célula diploide o poliploide con un número par de cromosomas (*4n*, *6n* y sucesivos). Si en una célula haploide el número de cromosomas estuviese dividido a la mitad, ninguna célula hija contaría con todos los genes necesarios para el organismo. Como veremos, la meiosis comprende dos etapas. Examinaremos un ejemplo de meiosis en una célula diploide original, en el que dicha célula se divide en cuatro células haploides. Cada una de estas células hijas tendrá sólo la mitad de cromosomas que la célula original.

En la preparación para la meiosis tiene lugar una fase S, en la que los cromosomas se duplican, como en la preparación para la mitosis. Al igual que la mitosis, la meiosis incluye las etapas de profase, metafase, anafase y telofase (Figura 6.2). Sin embargo, más que una división nuclear, la meiosis comprende dos divisiones nucleares, que se diferencian entre sí con números romanos: meiosis I y meiosis II. Durante la **meiosis I**, los cromosomas homólogos se separan. Durante la **meiosis II** las cromátidas hermanas se separan. Las fases de cada una de estas divisiones nucleares también se identifican con números romanos. Por ejemplo, la primera fase de la meiosis I recibe el nombre de profase I.



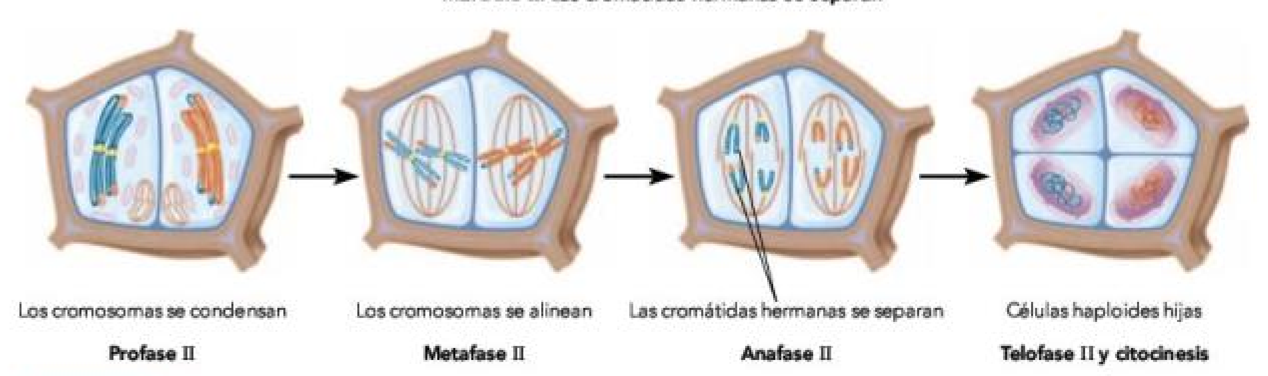




**Figura 6.2.** Meiosis.

Las dos divisiones meióticas se muestran en forma de diagramas. El acontecimiento principal en la profase I es la sinapsis, o el emparejamiento de cromosomas homólogos. Durante la metafase I, las parejas de cromosomas homólogos se alinean en la placa metafásica. La separación de los cromosomas homólogos tiene lugar en la anafase I. En ocasiones, la restauración de la envoltura nuclear y la citocinesis se producen durante y después de la telofase I. La meiosis II es bastante similar a la mitosis, pues cada cromosoma duplicado se comporta como una unidad independiente.

### *Profase I*

La **profase I** es la primera (y más compleja) etapa de la meiosis. Comienza tras la interfase, con acontecimientos que también tienen lugar en la mitosis: la formación del huso, la ruptura de la envoltura nuclear y la desaparición del nucleolo. No obstante, a diferencia de la profase de la mitosis, en la profase I de la meiosis participan cromosomas homólogos. En la profase de la mitosis, cada cromosoma, compuesto por dos cromátidas, se alinea individualmente y sin establecer relación con otros cromosomas. En la profase I de la meiosis, los cromosomas homólogos (cada uno con los mismos genes y compuesto por dos cromátidas) forman pares. A este emparejamiento se le llama **sinapsis**, y tiene como resultado la formación de una **tétrada**, una estructura que consiste en cuatro cromátidas. Durante la interfase, las cromátidas podrían haberse superpuesto casualmente. Durante la profase I, esta superposición puede resultar en el intercambio de segmentos de cromosomas, un proceso conocido como recombinación cruzada. Esta fuente de variación genética se estudiará con mayor detalle en el Capítulo 15.

### *Metafase I*

La **metafase I** de la meiosis es similar a la metafase de la mitosis, salvo que hacia la placa metafásica se desplazan tétradas de cromosomas homólogos, en lugar de cromosomas simples. Al igual que en la mitosis, el movimiento de los cromosomas está bajo el control de los microtúbulos del huso. Los microtúbulos de un polo del aparato del huso están unidos a un cromosoma de cada pareja. Los microtúbulos del polo opuesto están unidos al otro cromosoma.

### *Anafase I*

En la **anafase I**, los cromosomas homólogos se separan y se mueven hacia polos opuestos. Al igual que en la anafase de la mitosis, las proteínas motoras «transportan» los cromosomas hacia los polos opuestos. No obstante, al contrario que en la mitosis, las cromátidas hermanas de un cromosoma permanecen unidas a sus centrómeros, luego se mueven juntos, como una sola unidad, hacia el mismo polo. Mientras tanto, el cromosoma homólogo se mueve hacia el polo opuesto. En consecuencia, cada polo gana un juego de cromosomas y el número general de cromosomas se divide a la mitad. Por el contrario, en la mitosis, las cromátidas de un cromosoma se separan durante la anafase, de manera que el número general de cromosomas permanece igual.

### *Telofase I y citocinesis*

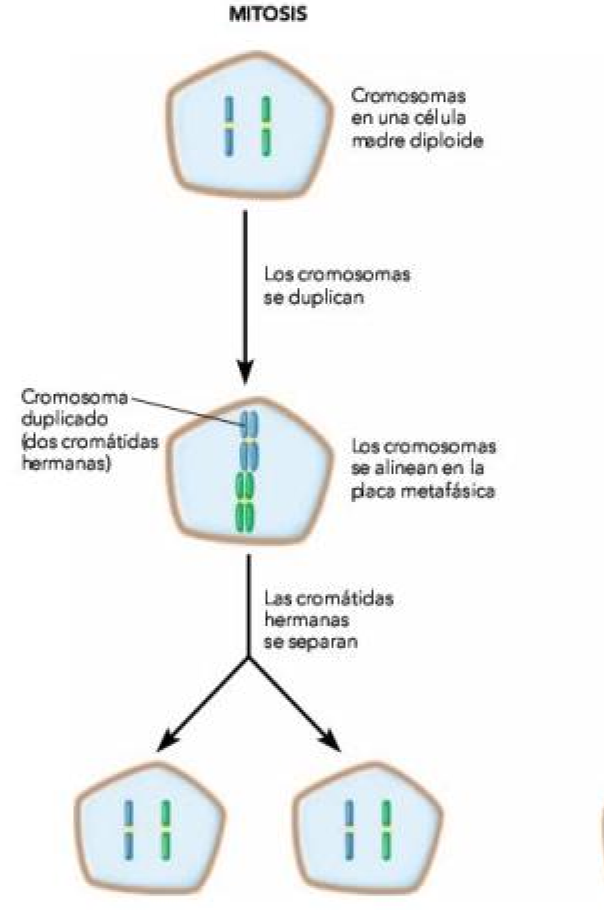
Durante la **telofase I** tienen lugar diversos acontecimientos, dependiendo de la especie. De manera general, la célula vuelve, al menos por unos instantes, a su estado premeiótico, antes de comenzar la meiosis II. Los cromosomas continúan el movimiento de la anafase I, terminando cerca de los polos opuestos. En muchos casos, los nucleolos reaparecen, la envoltura nuclear se regenera y los cromosomas se desenrollan. En otros casos, las células inician inmediatamente la meiosis II. La citocinesis, o división del citoplasma, suele producirse durante la telofase I. La meiosis I recibe el nombre de *división reductora*, porque el número de cromosomas se divide por la mitad durante la misma.

### *Meiosis II*

Durante la **meiosis II**, las cromátidas hermanas se separan mediante un proceso básicamente idéntico a la mitosis. La principal diferencia es que la meiosis II comienza con una célula haploide, mientras que la mitosis puede comenzar con una célula haploide, diploide o poliploide. Una vez se han completado las etapas de profase II, metafase II, anafase II y telofase II, el resultado son cuatro núcleos, cada uno con la mitad del número de cromosomas del original. La citocinesis es el proceso siguiente. En el caso de los animales, las células se convierten en espermatozoides y en ovocélulas. En el caso de los vegetales, las células se convierten en esporas. La Figura 6.3 resume las diferencias entre la mitosis y la meiosis.

## El ciclo sexual de una planta presenta fases pluricelulares tanto haploides como diploides

Los ciclos vitales sexuales de las plantas difieren sobremanera de los de los animales de mayor tamaño, como los humanos. En los humanos y otros animales grandes, la fase pluricelular es diploide, y las únicas células haploides son espermatozoides u ovocélulas. Los ciclos vitales sexuales de las plantas son más complejos, pues existen dos fases o formas pluricelulares de cada planta. Una fase es la llamada **esporófito** (del griego, «planta productora de esporas») y está constituido por células diploides. La otra fase es la llamada **gametófito** (del griego, «planta que produce game-




**(a)** En la mitosis, los cromosomas se acortan durante la profase, se alinean a lo largo del ecuador de la célula durante la metafase y se separan durante la anafase. Cada cromosoma, con sus dos cromátidas, se comporta de manera independiente. El resultado son dos células hijas con el mismo número de cromosomas que la célula madre.

**(b)** En la meiosis, los cromosomas se acortan durante la profase, y los cromosomas similares se emparejan y se alinean a lo largo del ecuador de la célula. Los pares de cromosomas se separan durante la anafase de la primera división meiótica, reduciendo así el número de cromosomas de la célula a la mitad. La segunda división meiótica es similar a la mitosis.

**Figura 6.3. Comparación entre mitosis y meiosis.**
En ambos tipos de división nuclear, el cromosoma ya se ha duplicado en la fase S, previa a la fase $G_2$ y al comienzo de la división nuclear.

tos») y consiste en células haploides. Los ciclos sexuales vitales de las plantas implican una **alternancia de generaciones**, en la que estas dos fases adultas se alternan en la producción o generación de la otra. Un ciclo vital sexual típico de una planta comprende cinco pasos (Figura 6.4):

1. Algunas células de un esporófito pluricelular diploide experimentan una meiosis, para producir esporas haploides.
2. La espora experimenta una mitosis, para producir un gametófito pluricelular haploide.
3. Una o más células del gametófito experimentan una mitosis para producir espermatozoides u ovocélulas haploides.
4. El espermatozoide y la ovocélula se combinan mediante **fecundación**, para producir un zigoto diploide.
5. El zigoto experimenta una mitosis para producir un esporófito pluricelular diploide.

En las plantas, la meiosis sólo produce esporas haploides, mientras que en los animales sólo produce gametos.



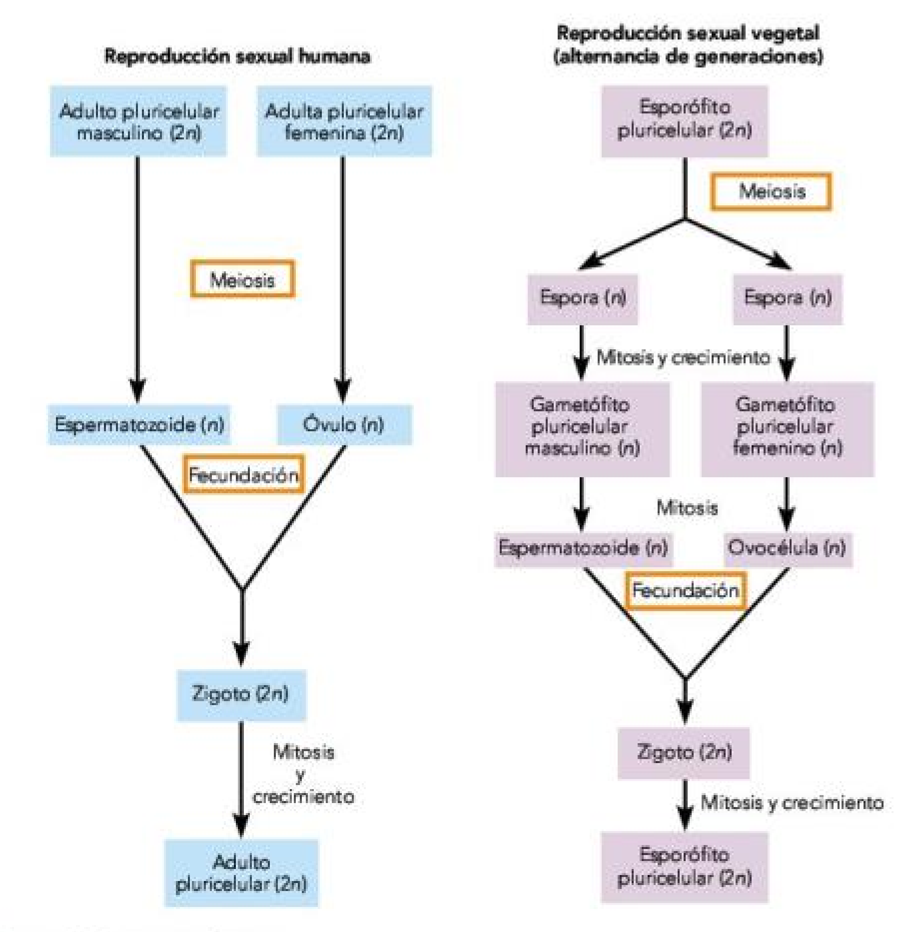


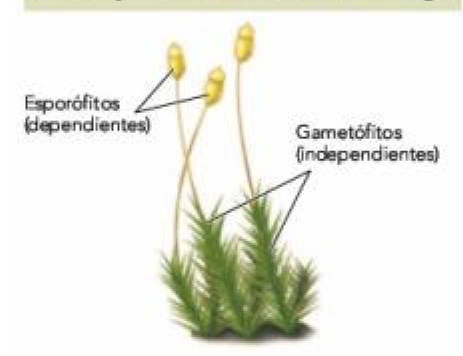

**Figura 6.4. Alternancia de generaciones.**
Como podemos observar, la reproducción sexual de las plantas es más compleja que la humana, pues comprende pasos adicionales entre las etapas clave de la meiosis y la fecundación. En lugar de producir directamente espermatozoides y óvulos, la meiosis de las plantas produce esporas que se convierten en gametófitos, que son los que producen espermatozoides y ovocélulas. De este modo, los esporófitos diploides y los gametófitos haploides se alternan para producirse mutuamente. En algunas especies vegetales, los esporófitos generan esporas que dan lugar a gametófitos bisexuales, los cuales producen tanto espermatozoides y ovocélulas.

En los hongos, las esporas pueden generarse por meiosis o mitosis, y pueden ser tanto haploides como diploides.

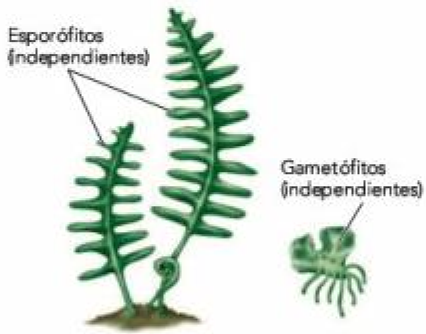
Según la especie vegetal, los esporófitos y gametófitos varían de tamaño relativo. Además, cada forma puede vivir o no independientemente (Figura 6.5). En la mayoría de los Briófitos, el gametófito es mayor que el esporófito. Por ejemplo, al observar una capa de musgo, vemos sobre todo gametófitos, y los esporófitos aparecen como apéndices adheridos a ellos. Sin embargo, en las plantas vasculares, el gametófito es mucho más pequeño que el esporófito. En la mayoría de las plantas vasculares sin semillas, como los helechos, los gametófitos suelen ser individuos separados, con una vida independiente. El esporófito del helecho es la planta familiar del helecho, mientras que el gametófito del helecho es una estructura foliar cordiforme de apenas unos milímetros de diámetro. En las plantas con semillas, como las Coníferas y las plantas con flores, el gametófito es microscópico en relación con el esporófito y depende de éste para nutrirse. Cuando observamos una Conífera o una planta con flores, en realidad estamos viendo el esporófito. Los gametófitos de las Gimnospermas se encuentran en las piñas, mientras que los de las Angiospermas se encuentran en las flores.

También existen variaciones sexuales en el tipo de esporas producidas y, por tanto, en el tipo de gametófitos que derivan de ellas. En los helechos y la mayoría de otras plantas vasculares sin semillas, un solo tipo de espora da lugar a un gametófito bisexual, que produce tanto ovocé-

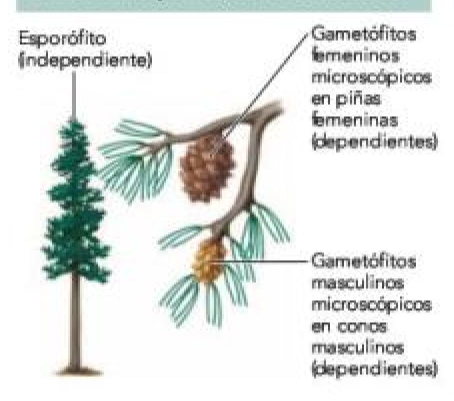
En la mayoría de los Briófitos, como el musgo:




En la mayoría de las plantas vasculares, como los helechos:




En las Gimnospermas, como las coníferas:




En las Angiospermas (plantas con flores):




**Figura 6.5. Reproducción de esporófitos y gametófitos típicos.** Entre los vegetales, existen variaciones en el tamaño relativo de los esporófitos y gametófitos, así como en la relación física existente entre ambas fases vegetales pluricelulares. El gametófito es la fase dominante e independiente de los Briófitos, mientras que en las plantas vasculares, los gametófitos suelen ser microscópicos, y el esporófito es el vegetal que nos resulta familiar.

lulas como espermatozoides. No obstante, la mayoría de las plantas con semilla presenta dos tipos de esporas: una **macróspora**, que produce un gametófito femenino, y una **micróspora** que produce un gametófito masculino.

Los botánicos han discutido las razones por las que en los ciclos vitales sexuales de las plantas participan esporófitos y gametófitos. La teoría más extendida es que cada una de estas generaciones pluricelulares dota al organismo de una ventaja selectiva. Por ejemplo, en las plantas sin semillas, el esporófito suele aportar una ventaja significativa al crecer en suelos secos. Mientras, los gametófitos de vida independiente suelen ser pequeños y permiten que la reproducción sexual se produzca de forma rápida con una cantidad mínima de agua (normalmente, con una gota basta), para permitir al espermatozoide nadar hasta la ovocélula. Por esa razón, los helechos pueden vivir lejos del agua y seguir obteniendo del rocío, la niebla o las precipitaciones esporádicas el agua necesaria para reproducirse. Cabría preguntarse por qué anfibios como los sapos no presentan dos fases vitales pluricelulares. La respuesta es que los sapos son móviles y pueden volver al agua para fecundar los huevos.

## Repaso de la sección

1. **¿Cuál es la diferencia fundamental entre mitosis y meiosis?**
2. **Describe el emparejamiento de cromosomas homólogos.**
3. **¿Qué es la alternancia de generaciones?**

# Estructura de la piña y de la flor

Como sabemos, muchas de las especies vegetales son plantas con semillas: Gimnospermas o Angiospermas. Por lo tanto, en esta sección nos centraremos en cómo las piñas y las flores facilitan la reproducción sexual. Las piñas, también denominadas **estróbilos o conos**, y las flores se forman después de que los meristemos apicales se han convertido en meristemos reproductores. Ambas estructuras presentan hojas modificadas productoras de esporas denominadas **esporofilos**. Éstos contienen **esporangios**, que son estructuras huecas que producen esporas. Las esporas dan lugar a los gametófitos.

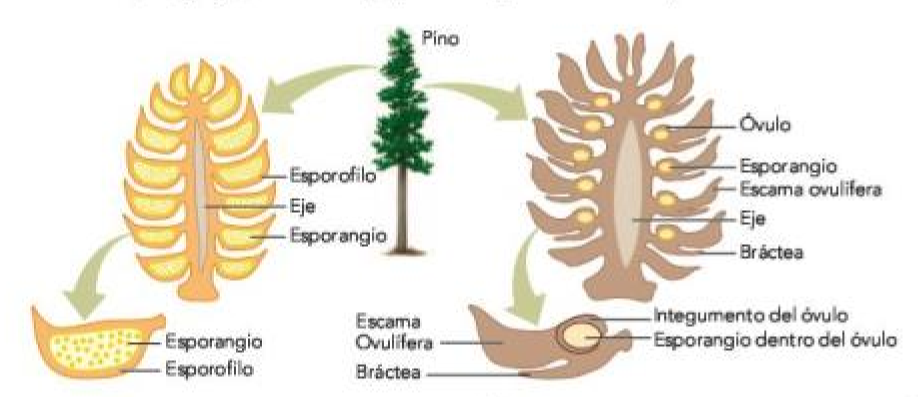
En las plantas con semillas, antes de que tenga lugar la fecundación, debe producirse la polinización. En las plantas con semillas los gametófitos masculinos son los **granos de polen**, que en conjunto se conocen como **polen**. El proceso de transferir polen de la parte «masculina» a la parte «femenina» de una planta se denomina **polinización**. No obstante, se debe tener en cuenta que la polinización no garantiza la fecundación. Para que ésta se produzca, el esperma producido por un grano de polen debe unirse con una ovocélula en la parte femenina de la planta con semillas. Cada ovocélula está contenida en una estructura denominada **óvulo** (del latín *ovulum*, «huevo pequeño»). La fertilización no es inmediatamente posterior a la polinización y puede no producirse hasta transcurridos unos meses, si es que se produce. Si existe fecundación, el óvulo se convierte en una semilla.

Algunas especies de plantas con semillas tienen la capacidad de llevar a cabo una **autopolinización**, dado que los gametófitos masculinos y femeninos se encuentran en la misma planta. Por ejemplo, en la mayoría de las especies de Gimnospermas, los gametófitos masculinos y femeninos se encuentran en diferentes conos de un mismo pie. En la mayoría de las especies de Angiospermas, los gametófitos masculinos y femeninos no sólo se encuentran en el mismo vegetal, sino que además están en la misma flor. En algunas especies de Angiospermas, los gametófitos masculinos y femeninos se localizan en diferentes flores del mismo vegetal. Se dice que estas especies son **monoicas** (del griego, «una casa»), pues cada planta presenta a la vez flores masculinas y femeninas. Algunos ejemplos son la calabaza y el maíz. Por el contrario, en algunas especies de Angiospermas las flores masculinas y femeninas se encuentran en diferentes pies. Dichas especies reciben el nombre de **dioicas** (del griego, «dos casas»). En las especies dioicas, la única polinización posible es la **polinización cruzada** entre dos pies separados. La marihuana (*Cannabis sativa*) y el sauce (especies del género *Salix*) son ejemplos de especies dioicas.

## En las Gimnospermas, algunos meristemos apicales producen conos

Las Gimnospermas son conocidas por sus piñas características, en las que las semillas están al descubierto. Los meristemos apicales que se convierten en reproductores resultan en conos polínicos (*conos simples* o *conos masculinos*) o en conos ovulares (*conos compuestos* o *piñas femeninas*) (Figura 6.6). Por ejemplo, en los pinos, un cono polínico se genera a partir de un meristemo que produce un tallo con hojas unidas. El tallo se convierte en el eje del cono, mientras que las hojas se modifican y se convierten en esporofilos con aspecto de papel, con esporangios que forman esporas mediante meiosis.

Las piñas «femeninas» se dicen *ovulíferas*, porque contienen los óvulos portadores de las ovocélulas. Al igual que en los conos polínicos, el meristemo forma un tallo que se convierte en el eje de la piña. Sin embargo, las hojas se modifican y se convierten en brácteas leñosas. En la base de cada




**(a)** Los conos polínicos se forman cada estación y presentan esporofilos con aspecto de papel, que contienen esporangios que liberan polen durante la primavera.

**(b)** Las piñas necesitan varias estaciones para madurar y poseen escamas leñosas que suelen contener dos óvulos que, a su vez, se convierten en semillas. Cada escama está formada de esporofilos soldados derivados de una yema axilar muy modificada, que se forma en el eje entre la bráctea (hoja modificada) y el eje de la piña (en esta sección transversal sólo es visible un óvulo por escama.)

**Figura 6.6.** **Piñas de las Gimnospermas.**

En una Gimnosperma común, como el pino, los conos polínicos («piñas masculinas») y los conos ovulíferos («piñas femeninas») se localizan en el mismo árbol.

bráctea, una yema axilar forma esporofilos, que se fusionan para formar una escama que suele contener dos óvulos. El viento o los insectos transfieren los gametófitos masculinos (granos de polen) desde los conos polínicos hasta los gametófitos femeninos adheridos a las piñas ovulares.

## En las Angiospermas, algunos meristemos apicales producen flores

Las Angiospermas son conocidas por sus flores características, que contienen semillas encerradas. Los meristemos apicales que se convierten en reproductores, producen flores masculinas, femeninas o bisexuales, dependiendo de la especie. El viento, los insectos, los pájaros y algunos mamíferos, como los murciélagos, transfieren los granos de polen hacia las partes femeninas de las flores. Los polinizadores son atraídos hacia las flores por los colores, el néctar azucarado y otros elementos atrayentes, y transportan involuntariamente polen de una planta a otra.

Como ya sabemos, las flores aparecieron en el desarrollo evolutivo de los vegetales hace relativamente poco tiempo, originándose a partir de modificaciones de los meristemos apicales y de las hojas que éstos producen. La relación evolutiva entre las hojas y las flores puede apreciarse con facilidad en algunas flores, pero no en todas. Como veremos con más detalle en el Capítulo 12, las señales producidas en las hojas y transmitidas al meristemo apical inician la formación de una flor. Los cambios estacionales, particularmente la duración de las noches, controlan la producción de estas señales desde las hojas. Se desconoce cuál es la identidad de dichas señales.

Cuando la señal inducidora llega desde las hojas, el meristemo apical comienza a alargarse y acaba produciendo partes de la flor a partir de primordios que, de otra manera, se habrían convertido en hojas. Todas las partes de la flor son hojas modificadas. Como veremos, algunas de estas hojas modificadas son esporofilos. La función de los esporofilos en la reproducción se analizará con mayor profundidad en los Capítulos 21 y 22.

## Una flor puede comprender hasta cuatro tipos de hojas modificadas

Puesto que las Angiospermas incluyen cerca de 258.000 especies, y han existido desde hace más de 140 millones de años, existe gran variabilidad en la estructura floral de las especies vivas. Antes de estudiar las múltiples variaciones de la estructura floral, examinaremos los componentes típicos de una flor (Figura 6.7). Una flor común se

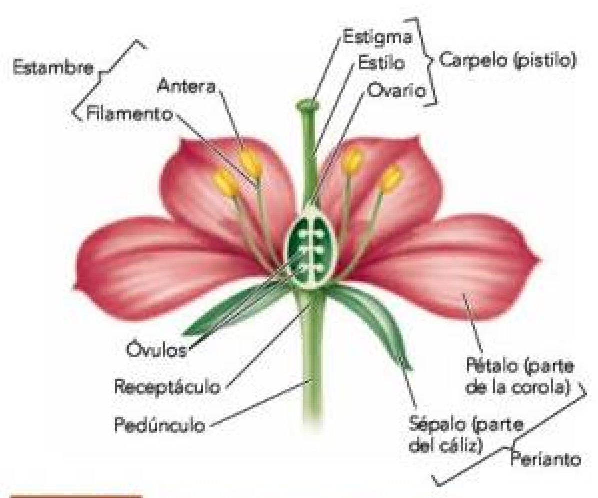



**Figura 6.7. Estructura común de una flor.**
Una flor se sitúa sobre un tallo floral denominado *pedúnculo*. La punta del pedúnculo se hincha y se convierte en un receptáculo. Hasta cuatro tipos de hojas modificadas se unen al receptáculo: sépalos, pétalos, estambres y carpelos (también denominados *pistilos*). Los sépalos y los pétalos, que son estériles, se conocen en conjunto con los nombres respectivos de *cáliz* y *corola*. Los estambres y los carpelos son fértiles, y en conjunto reciben los nombres respectivos de *androceo* y *gineceo*. Este diagrama es general, ya que muchas flores no incluyen todas estas partes.

asienta sobre un tallo conocido como **pedúnculo**. En la parte superior de éste aparece una punta hinchada denominada **receptáculo**, que sostiene las partes de la flor. Un receptáculo puede llevar hasta cuatro tipos de hojas modificadas: sépalos, pétalos, estambres y carpelos. Los sépalos y los pétalos son estériles, mientras que los estambres y los carpelos son los esporofilos, es decir, las hojas modificadas fértiles y reproductoras.

Los **sépalos** (del latín *sepalum*, «cobertura») protegen el capullo de la flor antes de que se abra. Suelen ser de color verde y es la parte que primero se forma en el receptáculo, además de la más inferior. El conjunto de sépalos recibe el nombre de **cáliz**, y puede aparecer soldado.

Los **pétalos** (de latín *petalum*, «extenderse») son las coloridas hojas modificadas que se encargan de atraer a los polinizadores. Los pétalos se forman después que el cáliz, por dentro o por encima de éste, en el receptáculo. El conjunto de pétalos se denomina **corola** y también puede aparecer soldado. El cáliz y la corola, que comprenden los dos tipos de hojas modificadas estériles, reciben el nombre de **perianto**, que significa «alrededor de la flor».

Los **estambres** son las partes productoras de polen, o «masculinas», de una flor. El conjunto de estambres se denomina **androceo** (del griego, «la casa del hombre»). Los

estambres son los terceros en formarse, y lo hacen en el interior o por encima del periantο. Cada estambre posee un filamento largo con una **antera**, compuesta por dos lóbulos y cuatro sacos polínicos. Los granos de polen (los gametófitos masculinos) se forman en el interior de estos sacos.

Los **carpelos** (del griego *karpos*, «fruto») son la parte portadora de óvulos, o «femenina», de la flor, conocidos en conjunto con el nombre de **gineceo** (del griego, «la casa de la mujer»). Los carpelos son los últimos en formarse, y lo hacen en el interior o por encima del androceo. El gineceo puede consistir en uno o más carpelos, y éstos pueden estar separados o soldados. En ocasiones, se utiliza el término **pistilo** para referirse a un sólo carpelo, que es conocido con el nombre de pistilo simple o carpelo simple, o a un grupo de carpelos soldados, conocidos como carpelo compuesto o pistilo compuesto. Cada carpelo o grupo de carpelos soldados (pistilo) comprende un estigma, un estilo y un ovario. El **estigma**, localizado en la parte superior del carpelo, presta una superficie adherente para el polen. El **estilo** es la sección media que conecta el estigma al ovario y puede ser largo o corto. El **ovario** contiene uno o más óvulos, y termina por hincharse para convertirse en parte o en la totalidad del fruto. Un grano de polen depositado en el estigma germina para producir un tubo polínico que crece en sentido descendente a través del estilo hasta el ovario. Al penetrar en el gametófito femenino, la célula espermática fertiliza la ovocélula que luego se convierte en el zigoto. Tras la fecundación, el óvulo se convierte en una semilla. Una segunda célula espermática del grano de polen se combina con dos o más núcleos de los producidos por el gametófito femenino para formar un núcleo endospérmico poliploide, que se divide para producir alimentos para el embrión en desarrollo. Esta **doble fecundación** es una de las características que definen a las plantas con flores. En dichas plantas, la mayoría de los núcleos endospérmicos son de tipo *3n* y sólo pueden dividirse por mitosis.

Un pedúnculo puede contener una única flor o un grupo de flores denominado **inflorescencia**. En una inflorescencia, cada flor se asienta sobre un pequeño tallo llamado **pedicelo**.

## El número y la simetría de las partes de la flor pueden variar

La estructura de una flor es tremendamente variable. Por ejemplo, las flores pueden variar en el tipo de estructuras presentes. Se dice que una flor es **completa** cuando contiene los cuatro tipos de hojas modificadas: sépalos, pétalos, estambres y carpelos, tal y como se muestra en la Figura 6.7.

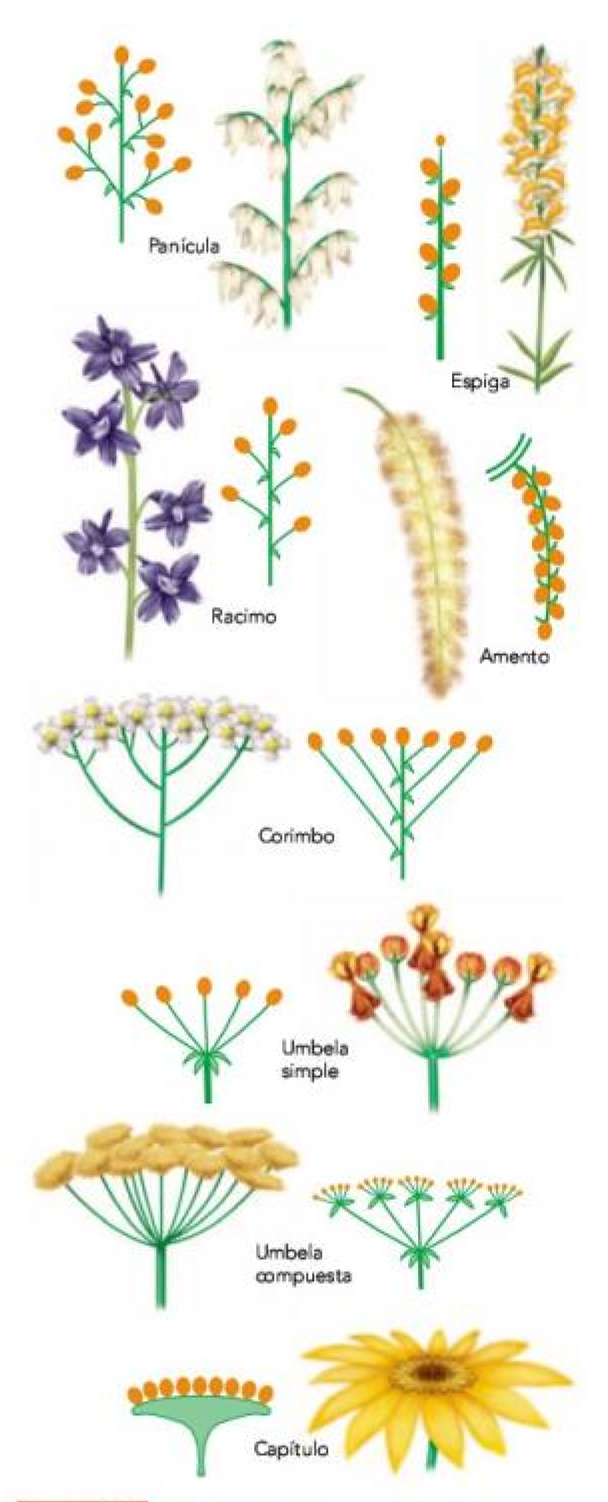



**Figura 6.8.** **Inflorescencias.**
Las inflorescencias agrupan un conjunto de flores sobre un único pedúnculo.

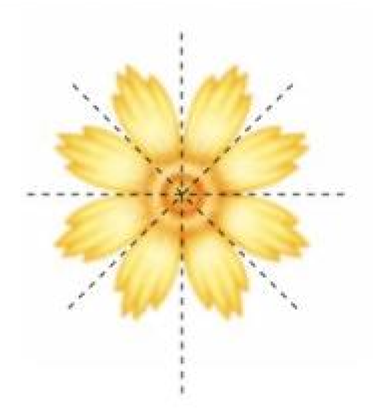
Una flor que carece de uno o más de estos tipos de hojas modificadas es una flor **incompleta**. Las flores también pueden clasificarse de acuerdo a la presencia o no de ambos tipos de hojas modificadas fértiles. Una flor **hermafrodita** o **bisexual**, también conocida como flor **perfecta**, posee estambres y carpelos. Una flor **unisexual**, también conocida como flor **imperfecta**, posee estambres o carpelos, pero nunca ambos. Una flor masculina (estaminada) es una flor imperfecta que sólo presenta estambres. Una flor femenina (carpelada o pistilada) es una flor imperfecta que sólo presenta carpelos. Una flor hermafrodita o perfecta puede ser completa o incompleta, dependiendo de si posee sépalos y pétalos. Evidentemente, una flor unisexual es siempre incompleta. En otras palabras, aunque posea sépalos y pétalos, siempre carecerá de carpelos o de estambres.

La simetría de las flores también es variable. Las flores que presentan una simetría radial se dicen **regulares**. También se conocen como flores **actinomorfas** o radiales (del griego *aktis*, «radio»). En una simetría radial, las partes florales se extienden desde el centro hacia fuera (Figura 6.9a). Algunos ejemplos son las flores del manzano y los tulipanes. Algunas flores presentan una simetría bilateral, que significa que sólo pueden dividirse a lo largo de una línea imaginaria que da lugar a dos partes especularmente idénticas (Figura 6.9b). Se dice que tales flores son **irregulares** o **zigomorfas** (del griego *zygon*, «yugo» o «par»). Algunos ejemplos son la boca de dragón y numerosas orquídeas.

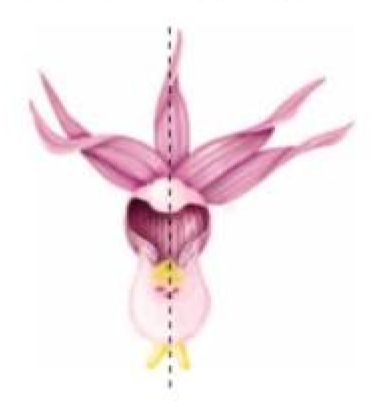
Con frecuencia, la selección natural modifica la estructura floral reflejando las necesidades o la estructura de los organismos polinizadores. Algunas flores producen néctar azucarado que atrae a los polinizadores. El polen se adhiere al animal, que lo transporta hasta las flores de otras plantas, produciéndose una polinización cruzada. La estructura de muchas flores, modelada mediante selección natural, atrae a ciertos organismos polinizadores que visitarán otras flores producidas por la misma especie vegetal. De igual forma, la estructura de los animales suele reflejar las características que facilitan la obtención de alimento en un tipo particular de planta. Por ejemplo, las flores polinizadas por los colibríes suelen ser largas, y el néctar azucarado se encuentra en la parte inferior del tubo floral. Por su parte, los colibríes poseen picos largos que facilitan su acceso al néctar. Las anteras de dichas flores depositan el polen en las plumas de los pájaros. La polinización y la coevolución de las plantas y los animales que las polinizan serán analizadas en profundidad en el Capítulo 23.

## La posición del ovario en una flor puede variar

La localización del ovario con respecto a las otras partes de la flor puede ser útil para la clasificación de la misma. Si los estambres, sépalos y pétalos soldados se unen al receptáculo por debajo del ovario, se dice que el perianto o androceo es hipógino (del griego *hipo*, «debajo»), y el ovario se denomina **ovario súpero** (Figura 6.10). Si los estambres, sépalos y pétalos soldados se unen por encima del ovario, se dice que el perianto o androceo es epígino



**(a)** Flor regular o actinomorfa (simetría radial)



**(b)** Flor irregular o zigomorfa (simetría bilateral)

**Figura 6.9.** **Tipos de simetría floral.**

Las flores en las que los miembros de cada verticilo presentan simetría radial son conocidas como *regulares* o *actinomorfas*. Las flores de *Coreopsis lanceolata* son un ejemplo. Las que presentan simetría bilateral se denominan *irregulares* o *zigomorfas*. La orquídea *Calypso bulbosa* es un ejemplo de este tipo de flores.



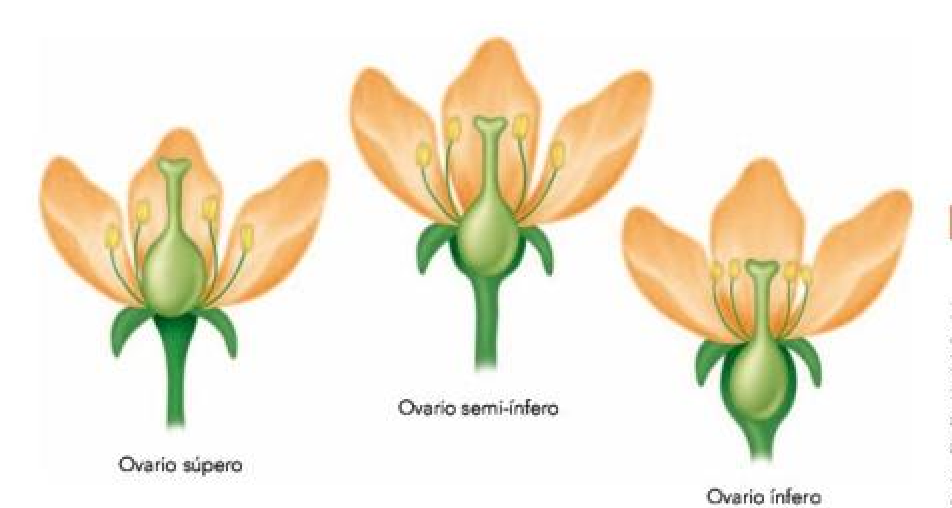




**Figura 6.10. Posición del ovario en una flor.**

El ovario puede encontrarse encima, en medio o por debajo de la unión de las otras estructuras florales. Si se sitúa encima de ellas, se denomina *ovario súpero*. Si se sitúa entre ellas, se denomina *ovario semi-ínfero*. Si se sitúa por debajo de ellas, se denomina *ovario ínfero*.

(del griego *epi*, «encima»). Como el ovario se sitúa por debajo de estas partes, se denomina **ovario ínfero**. El perianto o androceo es perígino (del griego *peri*, «alrededor»), cuando las partes se unen a medio camino del ovario, éste se denomina entonces **ovario semi-ínfero**.

### Las estructuras florales son un ejemplo de cómo la selección natural puede modificar una forma ya existente

Hemos observado que las hojas se modifican para desempeñar otras funciones diversas, como los pinchos o espinas, y las partes de la flor. Este patrón evolutivo mediante el cual una estructura modificada desempeña nuevas funciones se produce con frecuencia en todas las formas vivas, pues las mutaciones sólo pueden modificar estructuras existentes. Si las modificaciones aumentan la capacidad de un vegetal para sobrevivir y producir descendencia, perduran en las generaciones siguientes. Por ejemplo, los pétalos tienen colores muy brillantes que atraen a los insectos, los cuales distribuyen el polen con mayor extensión que el viento. En este caso, una mutación responsable del cambio de color de una hoja verde puede aumentar la progenie, así como su distribución geográfica. Sucesivas mutaciones podrían cambiar la forma del pétalo, de manera que la flor pareciese una pareja deseable para un insecto. Gradualmente, la forma y el color de un pétalo pueden modificarse tanto, que su origen evolutivo como hoja no resulta evidente para un observador inexperto. En el Capítulo 23, veremos cómo los estambres y carpelos pueden haber evolucionado a partir de hojas.

### Repaso de la sección

1. **Describe de qué manera funcionan las piñas como estructuras reproductoras en las Gimnospermas.**
2. **Describe las funciones de los cuatro tipos de hojas modificadas que se pueden encontrar en una flor.**
3. **¿En qué se diferencian una flor completa de una flor perfecta?**

## Estructura de la semilla

Las semillas ayudan a los vegetales a superar los períodos difíciles; las estaciones con temperaturas extremas o ausencia de humedad pueden hacer imposible el crecimiento, o incluso la vida. Las semillas podrían no haber evolucionado si el clima fuese propicio para el crecimiento durante todo el año. Por ejemplo, los helechos y otras plantas sin semillas dominaban el mundo vegetal cuando los continentes, como resultado del movimiento constante de las placas de la corteza terrestre, se agruparon cerca del Ecuador. Con todo, en respuesta a los medios estacionales actuales, los animales hibernan, almacenan alimentos en las madrigueras, emigran hacia climas más templados o construyen refugios para cobijarse del mal tiempo. Las Gimnospermas y las Angiospermas producen semillas, diminutas copias latentes de ellas mismas que germinan cuando las condiciones favorables regresan. La superproducción de semillas ostenta un papel preponderante en la alimentación del mundo animal.

## Las semillas se forman a partir de óvulos en las brácteas de la piña o en los carpelos de la flor

Las Gimnospermas producen semillas en las brácteas (hojas expuestas en las piñas) o cerca de ellas, mientras que las Angiospermas producen semillas en el interior de los ovarios de las flores. Las semillas protegen a los embriones vegetales de la desecación, y facilitan su supervivencia en terrenos secos. Como hemos visto, las semillas se desarrollan a partir de esporangios unidos a hojas modificadas: los esporofilos de una piña o los carpelos de una flor. El óvulo se origina unido a una hoja modificada y se convierte en una semilla tras la fecundación. Las capas externas del óvulo, conocidas como *tegumentos*, se endurecen para convertirse en la testa. Generalmente un óvulo presenta uno o dos tegumentos. Como vimos en la Figura 6.6, en la piña de Gimnospermas como el pino, cada escama suele contener dos óvulos. Cada óvulo fertilizado se convierte en una semilla que se sitúa sobre la escama. En las Angiospermas, las semillas se desarrollan como óvulos fecundados en el interior del ovario, el cual forma la base del carpelo (Figura 6.11). Al madurar, el ovario se convierte en un fruto. Estudiaremos más sobre la formación de un embrión en una semilla en los Capítulos 22 y 23.

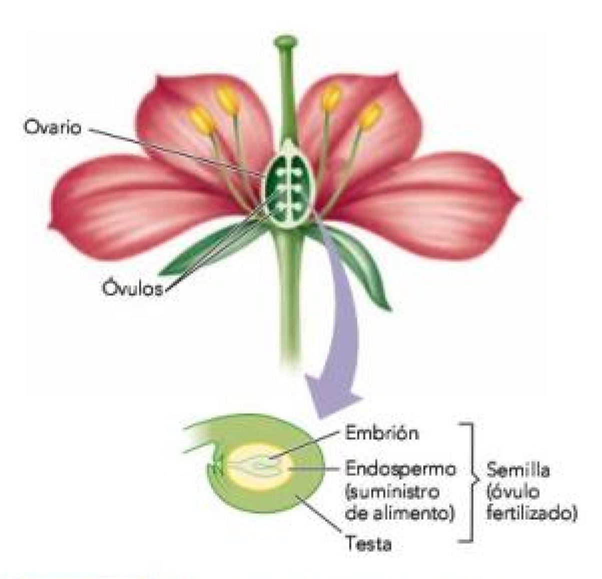



**Figura 6.11.** El óvulo en las plantas con flores.
En una planta con flores, cada carpelo contiene dos o más óvulos en el interior de un ovario, localizado en la base del pistilo. Cada óvulo fecundado se convierte en una semilla.

## Las semillas alimentan y protegen el embrión en desarrollo

Si tuviésemos que explicar a un niño pequeño qué es una semilla, podríamos decirle que es «una planta bebé dentro de una caja con su comida». Por supuesto, la planta bebé es el embrión. Las paredes de la caja son la testa. La comida consiste en moléculas de almidón, proteínas y grasa que rodean al embrión contenido en la semilla.

Una semilla de Gimnosperma contiene un embrión con varios cotiledones unidos a un tallo corto y a una raíz embrionaria. El embrión está rodeado de cantidades variables de tejido, que tanto aquél como la testa utilizan para su nutrición.

En el Capítulo 3, vimos la estructura básica de las semillas de Dicotiledóneas y Monocotiledóneas (*véase* Figura 3.11). Las semillas de Dicotiledóneas y Monocotiledóneas se diferencian no sólo en el número de cotiledones que contienen, sino también en su estructura. Las semillas de Dicotiledóneas comprenden un embrión con cotiledones prominentes y carnosos portadores de almidón, proteínas y lípidos, que la semilla germinante descompone y utiliza como esqueletos de carbono. Los cotiledones se unen a un tallo corto que culmina en la raíz embrionaria denominada *radícula*. El embrión puede retorcerse, dependiendo de cuánto crezca un embrión de la especie en cuestión. En las semillas de Dicotiledóneas, el embrión está rodeado de cantidades variables de endospermo nutritivo, que a su vez está rodeado por la testa.

Las semillas de Monocotiledóneas, como los cereales y otras gramíneas, contienen un pequeño embrión en un lado y un gran endospermo con almidón, que ocupa la mayor parte de la semilla. El embrión presenta un cotiledón denominado **escutelo**, que está unido al eje embrionario portador de los meristemos de la raíz y del vástago. Una capa proteínica, denominada *capa de aleurona*, rodea al endospermo y responde a las señales del escutelo produciendo enzimas que rompen el almidón (Capítulo 11). Una testa rodea la capa de aleurona y el embrión. Una vez el embrión ha completado su formación y en respuesta a los impulsos hormonales, la mayoría de las semillas pierden cantidades considerables de agua e inician un estado de dormancia o latencia.

## En la germinación de las semillas, primero crece la raíz embrionaria atravesando la testa, y luego se inicia la formación de la plántula

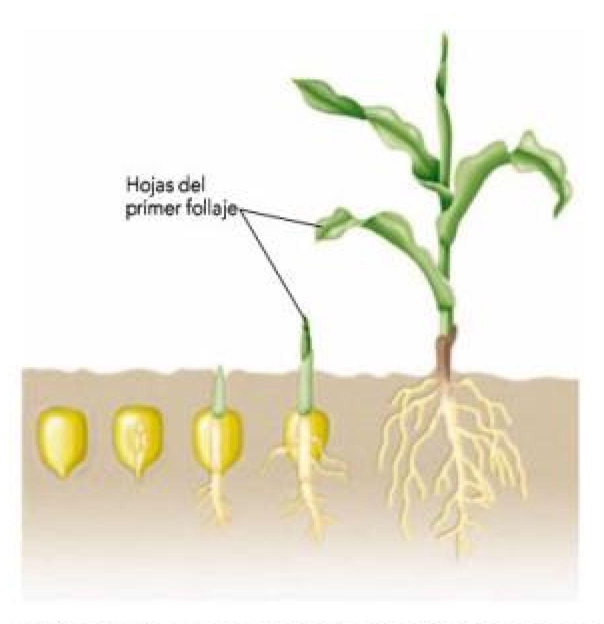
Cuando las semillas maduras se desprenden de frutos o piñas, contienen entre un 5 y un 20% de agua de peso.

La germinación de las semillas comienza con la **imbibición**, un proceso pasivo en el que la semilla seca absorbe agua como una esponja. En la mayoría de las semillas, la germinación comienza unas horas después de que se complete la imbibición. Por ejemplo, la germinación de las semillas de lechuga (*Lactuca sativa*) comienza alrededor de 16 horas después del inicio de absorción de agua.

Muchas semillas permanecen en estado de dormancia tras su formación, incluso cuando ya pueden comenzar la imbibición. Por lo general, estas semillas durmientes contienen ácido abscísico u otros compuestos que impiden que se produzca la germinación. Como el ácido abscísico se deteriora gradualmente durante el invierno, y en la primavera siguiente alcanza niveles muy bajos, las semillas pueden germinar. De este modo, el ácido abscísico funciona como una especie de reloj que impide que las semillas germinen durante los intervalos cálidos del invierno, pues las jóvenes plántulas se congelarían rápidamente. En ocasiones, para romper la dormancia es necesaria la presencia de temperaturas específicas o condiciones de luz relacionadas con la producción de hormonas, como las giberelinas, por parte de los embriones. Algunos tipos de lechuga sólo germinan cuando están al sol o a la sombra, dependiendo de las preferencias del vegetal adulto.

El primer signo visible de la germinación es el crecimiento de la radícula atravesando la testa. El meristemo apical de la raíz en la radícula se activa y comienza a producir la raíz de la plántula mediante división y elongación celulares. Las moléculas de alimento de la plántula, particularmente las de los cotiledones, se rompen para suministrar energía y moléculas estructurales necesarias para el crecimiento radical. Poco después del comienzo de éste, se inicia también el crecimiento del tallo embrionario, denominado plúmula, y se forma la plántula completa.

En algunas Dicotiledóneas y en la mayoría de Monocotiledóneas, el hipocótilo apenas se desarrolla, y los cotiledones permanecen sobre la superficie del suelo o por debajo de ella. Cuando los cotiledones están bajo tierra, este tipo de germinación se denomina *hipogea* (de las palabras griegas que significan «bajo tierra»). Un ejemplo es el maíz (Figura 6.12a). Sin embargo, en la mayoría de Dicotiledóneas y algunas Monocotiledóneas, el hipocótilo crece y empuja los cotiledones por encima de la superficie del suelo. Como los cotiledones están por encima de la tierra, esta germinación se conoce como *germinación epigea* (del griego, «encima de la tierra», Figura 6.12b). En la germinación epigea, los cotiledones también fun-




**(a)** Germinación en la cual el cotiledón o los cotiledones están por debajo de la tierra (germinación hipogea). Ejemplo: maíz.




**(b)** Germinación en la que el cotiledón o los cotiledones están por encima de la tierra (germinación epigea). Ejemplo: judías verdes.

**Figura 6.12. Germinación de una semilla.**
**(a)** En algunas plantas, como el maíz, el hipocótilo no se alarga, y los cotiledones permanecen por debajo del suelo. **(b)** En otras plantas, como las judías verdes, se forma un hipocótilo alargado entre los cotiledones y las raíces. El hipocótilo porta el tallo, el epicótilo, por encima de la tierra. En las judías verdes, el hipocótilo se dobla para formar un gancho que se va enderezando gradualmente.

## BIOTECNOLOGÍA

### Apomixis en la agricultura

Como ya sabemos, mediante un proceso conocido como apomixis, algunas plantas producen semillas asexuales que germinan produciendo descendencia idéntica al progenitor. Los científicos de todo el mundo se han fijado en la genética de este proceso. Por ejemplo, los investigadores que estudian el diente de león han descubierto tres genes que controlan la apomixis.

Los agrónomos tienen un gran interés en incorporar al repertorio genético de ciertos cultivos la capacidad de producir semillas apomícticas. El porqué de su interés nos remonta a 1908, cuando un cultivador de maíz, de nombre G. H. Shull, descubrió que si cruzaba dos líneas puras de maíz, el híbrido resultante producía cuatro veces más maíz. Este denominado *vigor híbrido* puede darse en numerosas especies vegetales, entre las que se incluyen los cereales que sirven de alimento básico para el mundo. El problema es que las semillas híbridas deben volver a crearse cada año. Los científicos deben mezclar dos variedades, una que actúe como progenitor femenino y otra que lo haga como progenitor masculino, para producir la semilla híbrida. Este costoso proceso anual consume recursos como la tierra y el tiempo de los trabajadores. Si un vegetal híbrido produjera semillas mediante apomixis, los científicos o agricultores podrían simplemente recolectar estas semillas híbridas directamente y utilizarlas el año siguiente. El alto rendimiento de los híbridos puede transmitirse a futuras generaciones de vegetales de manera fácil y económica.

Por otro lado, las semillas apomícticas podrían dificultar a una empresa proteger una patente de una semilla híbrida. Cualquier persona que cosechase el cultivo podría guardar algunas semillas para el siguiente año, aunque sería perseguido legalmente. A pesar de los problemas derivados de infringir la patente, las empresas podrían dedicar a producir productos nuevos y útiles muchos de los recursos que hoy en día están dirigidos a la producción de semillas híbridas. En 1997, dos científicos (uno norteamericano y uno ruso) obtuvieron la primera patente para una planta apomíctica. Produjeron maíz apomíctico cruzando el maíz tradicional con el maicillo oriental (*Tripsacum dactyloides*), una gramínea silvestre.

En el Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo de México, los científicos han continuado en su labor de transferir genes de una gramínea salvaje al maíz para la apomixis. Aunque existen más de 300 especies vegetales que pueden producir semillas apomícticas, la mayoría de ellas, salvo los cítricos y alguna más, no son plantas de cultivo. Los parientes silvestres del sorgo, la remolacha, la fresa y el mango producen semillas mediante apomixis. Sin duda, en los próximos años, oiremos hablar más sobre la prometedora apomixis como medio para incrementar la cantidad y la calidad de nuestros alimentos.

Una zarzamora produce semillas mediante apomixis.



El maicillo oriental, una gramínea silvestre apomíctica, es un pariente lejano del maíz.

cionan como órganos fotosintéticos. Sin embargo, están más expuestos a condiciones climáticas adversas, que pueden darse en plena primavera.

Aunque las semillas son generalmente el resultado de la reproducción sexual, muchas plantas producen semillas asexualmente a través de un proceso conocido como **apomixis** (del griego, «fuera del acto de mezclarse»). Las semillas apomícticas se forman sin la «mezcla» o unión de espermatozoides y ovocélulas (*véase* el cuadro *Biotecnología* en esta página). Algunos ejemplares de diente de

león producen semillas sexuales, mientras que otros producen semillas apomícticas. De este modo, la especie está preparada para un medio cambiante o estable. En el Capítulo 11, veremos con más detalle el proceso de germinación de la semilla.

## Repaso de la sección

1. **Explica cómo se originan las semillas.**
2. **¿Cuáles son las funciones de las semillas?**
3. **Describe el proceso de la germinación.**

# Estructura del fruto

Antes de la aparición de las flores, las plantas no producían semillas, o las producían expuestas en las brácteas de las piñas. En las plantas con flores, las semillas están contenidas en un ovario, producido como parte de la flor. Tras la fecundación y el desarrollo de la semilla, el ovario, y ocasionalmente otras partes de la flor, se desarrolla para producir un fruto. Los frutos pueden tener múltiples fines, dependiendo de la especie. Protegen el embrión en desarrollo (semillas) de la desecación y, hasta cierto punto, también lo protegen de enfermedades y de la actuación de herbívoros. Promueven la dispersión de las semillas por parte de los animales que comen el fruto. Además, proporcionan un fertilizante recién hecho a la semilla que germina.

En nuestras latitudes, la mayoría de las personas conocen las frutas que crecen en climas templados, como las manzanas y naranjas, así como algunas frutas tropicales que pueden transportarse sin estropearse demasiado, como las piñas. Sin embargo, existen muchas frutas tropicales deliciosas que no pueden transportarse con facilidad y que no suelen estar disponibles en nuestros mercados (*véase* el cuadro *El fascinante mundo de las plantas* en la página siguiente).

## Durante el desarrollo de las semillas en una planta con flores, el ovario se desarrolla para formar parte de un fruto o integrar su totalidad

Desde el punto de vista botánico, un fruto consiste en un ovario u ovarios maduros, que comprenden las semillas. Comúnmente, sin embargo, la mayoría de las personas utiliza el término *fruto* (o *fruta*) para referirse únicamente a las variedades jugosas de sabor dulce o ácido, como las manzanas, naranjas y limones. Por otro lado, algunos frutos que no son dulces, como los tomates, calabacines, judías verdes y berenjenas, se conocen como «hortalizas». De hecho, el término *hortaliza* se ha convertido en un calificativo popular para un amplio surtido de partes comestibles de los vegetales que no son dulces, como tubérculos (patatas), raíces modificadas (batatas), hojas (lechuga), flores no abiertas y pedúnculos (brócoli).

La función primaria del fruto es diseminar las semillas hacia nuevas áreas donde podría crecer el vegetal. Es un alimento dulce y sugerente para los animales, que bien se lo llevan directamente, bien depositan las semillas con las heces. En la naturaleza, los frutos carnosos también pueden ayudar a nutrir a la semilla germinante. Al fin y al cabo, las semillas nunca aparecen de manera natural debajo de una buena tierra de jardín. A menudo, un fruto podrido proporciona un «suelo inicial» suficiente para permitir que la plántula se establezca, de forma que su raíz puede penetrar en el suelo disponible.

Los frutos pueden ser carnosos o secos. La pared ovárica, denominada **pericarpo**, consiste en tres partes: una parte externa llamada **exocarpo** (generalmente la piel), una parte intermedia llamada **mesocarpo** y una parte interna llamada **endocarpo** (Figura 6.13). En el Capítulo 11 veremos cómo las hormonas controlan el desarrollo y la maduración de un fruto. En éste que nos ocupa nos centraremos en las variedades básicas de frutos.

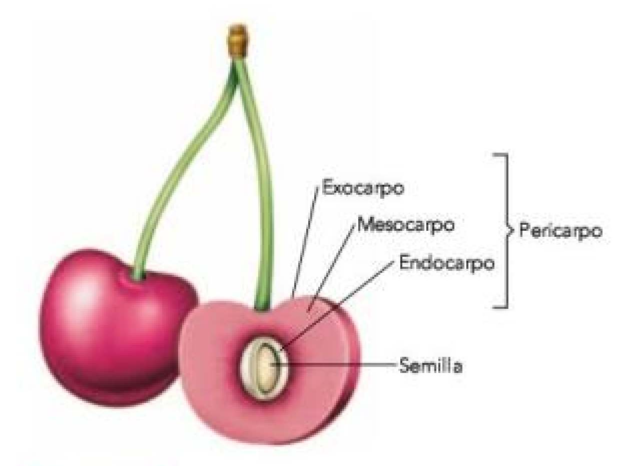



**Figura 6.13.** **La pared ovárica hinchada de un fruto se denomina *pericarpo*.**

La pared ovárica de un fruto consiste en una capa interna (endocarpo), una capa intermedia (mesocarpo) y una capa externa (exocarpo). Según el tipo de fruto, una o más de estas capas pueden ser gruesas o finas, carnosas o secas.

## EL FASCINANTE MUNDO DE LAS PLANTAS

### Frutas tropicales

Dependiendo del lugar donde vivamos y de cuánto hayamos viajado, estaremos más o menos familiarizados con las frutas tropicales. Los habitantes de regiones templadas, como la mayoría de los países europeos y Estados Unidos, han comido plátanos, cítricos, piñas y, de manera menos frecuente, aguacates, cocos y dátiles. Las pocas variedades de frutas tropicales que pueden transportarse bien y cuya cáscara o piel es duradera se han convertido en una importante fuente de cultivos de exportación para numerosos países tropicales. Otras muchas variedades se dan en los mercados locales. De vez en cuando también se encuentran en los mercados de latitudes templadas algunas frutas tropicales frescas, como las guayabas y los mangos, aunque no siempre en condiciones óptimas.

Banano rojo

Papaya

Para casi la mitad de la población mundial, las frutas tropicales desempeñan un papel muy importante en el suministro de nutrientes y calorías. Como muchas de ellas crecen en países tropicales y subtropicales en estado silvestre y, en algunos casos, durante todo el año, son un alimento muy abundante, económico o incluso gratuito. Como no suelen conservarse bien tras las cosechas, no constituyen una partida importante de la economía de exportación. El coste y el desconocimiento de muchas frutas tropicales, así como la poca resistencia de su cáscara o piel, han limitado su entrada en la dieta de países europeos o de Estados Unidos.



Carambola

Durian

En la nutrición humana, los plátanos y las bananas o bananos, del género *Musa*, representan el cuarto cultivo mundial más importante con respecto al valor bruto de la producción. Normalmente, los plátanos se comen crudos y las bananas, que contienen más almidón, se cocinan. Los plátanos son la fruta más vendida en Estados Unidos y, después del arroz y el maíz, son el segundo cultivo más importante en la dieta de la mayor parte de la población mundial. A pesar de su popularidad y su importancia, tanto los plátanos como las bananas siguen siendo un cultivo apenas estudiado. Existen cientos de variedades, muchas de las cuales crecen mejor en regiones ecogeográficas muy específicas. En los países en desarrollo, los plátanos crecen durante todo el año como una maleza, y sirven de alimento en los períodos entre cosechas de otros cultivos. Otras frutas tropicales importantes son las siguientes:

- El durian (*Durio zibethinus*) es una fruta grande y espinosa, muy conocida en el sudeste asiático. Su intenso olor, parecido al del queso y muy diferente al de otras frutas, disgusta a unos y entusiasma a otros. La pulpa del durian es dulce y mantecosa.
- El mangostán (*Garcinia mangostana*) tiene un sabor dulce, ligeramente ácido.
- Los litchis (*Litchi chinensis*) son una fruta muy empleada en la elaboración de postres.
- El mango (*Mangifera indica*) es considerado por algunos como el rey de las frutas tropicales, debido a su exótico sabor.
- La guayaba (*Psidium guayava*) tiene un sabor que muchas personas describen como una mezcla entre plátano y piña.
- La jaqueira, fruta de Jack o del pobre (*Artocarpus heterophyllus*), está estrechamente emparentado con el árbol del pan. Es una fruta dulce, que puede llegar a pesar hasta 50 kilogramos y a medir hasta 1 metro de longitud. Las frutas de Jack son caulifloras, es decir, cuelgan directamente del tronco.
- La fruta del pan (*Artocarpus communis*) nace del árbol del pan, endémico de la Polinesia. Debido a su alto contenido en almidón, estas frutas se suelen servir como si fueran patatas o en forma de puré o zumo.
- La carambola o fruta estrella (*Averrhoa carambola*) está cada vez más presente en los mercados. Su consistente pulpa hace que se la describa como una mezcla entre manzana y uva. La carambola es también una fruta cauliflora.
- La papaya (*Carica papaya*) es también una fruta cauliflora que aparece en los mercados cuando llega la temporada. Algunas personas identifican su sabor con el del melocotón.

## Los frutos pueden clasificarse en simples, agregados o múltiples

Existen tres tipos generales de frutos: simples, agregados y múltiples. La mayoría de los frutos son **frutos simples**, que se desarrollan a partir de un carpelo o de varios carpelos soldados. Los **frutos agregados** se originan a partir de una flor que contiene numerosos carpelos libres. Cada carpelo se convierte en un diminuto fruto que se une, o agrega, a otros frutillos similares en un único receptáculo. Algunos ejemplos son las zarzamoras, las fresas y las magnolias. Los **frutos múltiples** se desarrollan a partir de los carpelos de más de una flor en una única inflorescencia condensada, como en el caso de las piñas y los higos. Cuando maduran, los frutos múltiples pueden ser carnosos o secos. La Tabla 6.1 muestra un breve esquema de los frutos comestibles más comunes. Con todo, hay que tener en cuenta que todas las especies de plantas con flores producen frutos, tanto si son comestibles como si no.

### *Frutos simples carnosos*

En los frutos simples carnosos, una o más capas del pericarpio se ablandan durante la maduración. Los tipos básicos incluyen bayas, hesperidios, pepónides, drupas y pomos.

- En las **bayas**, las tres capas del pericarpo se vuelven carnosas en grados diversos a medida que el fruto madura. Las bayas pueden originarse a partir de un carpelo o de varios, y cada uno puede contener una o múltiples semillas. Algunos ejemplos son los tomates, las uvas y los plátanos. En muchas plantas que producen bayas, el ovario de la flor es ínfero o semi-ínfero. Consiguientemente, diversas partes de la flor pueden integrar el fruto. Los frutos que contienen otras partes de la flor, además del ovario, se llaman en ocasiones **frutos complejos**. Las bayas suelen incluir en la punta partes marchitas de la flor, como el arándano y el plátano. Algunos frutos conocidos ordinariamente como *bayas* son, desde el punto de vista botánico, frutos agregados. Las fresas, por ejemplo, son un receptáculo carnoso con muchos aquenios individuales en su superficie (los aquenios serán descritos a continuación).
- Los **hesperidios** son botánicamente parecidos a las bayas, a excepción de que presentan una piel o exocarpo coriáceo que genera aceites picantes o ácidos. La pared ovárica interna produce sacos que se llenan de jugo. Los hesperidios engloban todos los cítricos, como el pomelo, el kumquat, el limón, la lima y la mandarina.
- Las **pepónides** son parecidas a las bayas, con la salvedad de que poseen una cáscara o exocarpo grueso. Son miembros de la familia de las calabazas (Cucurbitaceae), como la sandía, la calabaza y el melón. El mesocarpo y el endocarpo pueden no distinguirse entre sí.
- Las **drupas** se desarrollan a partir de las flores con ovario súpero y en general con un solo óvulo. El fruto simple y generalmente carnoso parece una baya, pero posee un duro endocarpo conocido como *hueso*, que suele estar unido a la semilla única. Algunos ejemplos de drupas son las aceitunas y los cocos. En el coco, la cáscara fibrosa, formada por el mesocarpo y el exocarpo, se retira antes de que, lo que nosotros conocemos como coco, se comercialice. La cáscara fibrosa se utiliza para fabricar cepillos y esteras. La parte externa del coco duro, que normalmente vemos en el mercado, es el endocarpo. Dentro se encuentra la pulpa del coco, que es endospermo celular, y el agua de coco, que es endospermo compuesto sólo por núcleos y no por células completas. El embrión es cilíndrico y está contenido en el endospermo celular. La leche de coco es un producto comercial fabricado a partir de la mezcla de ambos endospermos.
- Los **pomos** son parecidos a las bayas, pero la mayor parte del fruto carnoso proviene de un receptáculo grande que se forma a partir del receptáculo. Como el cáliz y la corola se unen en este punto, su base se convierte en parte del fruto, y sus restos pueden apreciarse con frecuencia en el extremo del fruto opuesto al tallo. Por tanto, los pomos son ejemplos de frutos complejos. Algunos pomos conocidos son las manzanas y las peras.

### *Frutos simples secos*

Los frutos simples secos pueden clasificarse en dehiscentes o indehiscentes. Los frutos secos **dehiscentes** se dividen y se abren al madurar para liberar las semillas. La palabra *dehiscente* procede del latín y significa «dividirse abriéndose».

- Los **folículos** presentan carpelos simples que se dividen a lo largo de una sutura para liberar las semillas. Algunos ejemplos son la asclepia, la aguileña y la mag-

**Tabla 6.1. Tipos de frutos**

| Tipo | Descripción | Ejemplos |
|---|---|---|
| Frutos agregados | Frutos que se forman a partir de una flor con varios carpelos libres entre sí | Zarzamoras, fresas, frambuesas, magnolias |
| Frutos múltiples | Frutos que se forman a partir de una inflorescencia condensada | Piñas, moras, higos, fruta del pan |
| **Frutos simples-carnosos** | | |
| Bayas | Frutos que contienen de una a numerosas semillas y un pericarpo que, cuando madura, se vuelve carnoso y se suele volver dulce y delgado | Uvas, dátiles, berenjenas, tomates, pimientos verdes, arándanos, grosellas, mangostanes, guayabas, plátanos, caquis |
| Hesperidios | Frutos similares a las bayas, pero con un pericarpo coriáceo que produce aceites aromáticos | Todos los cítricos, como las naranjas, limones, pomelos |
| Pepónides | Frutos parecidos a las bayas, pero con una cáscara gruesa (exocarpo)y de ovario inferior | Calabazas, pepinos, calabacines, melones, sandías |
| Drupas | Una única semilla rodeada de un endocarpo duro que forma lo que comúnmente se conoce como hueso. El mesocarpo y el exocarpo son carnosos o fibrosos | Aceitunas, melocotones, almendras, cocos |
| Pomos | La mayor parte del fruto se forma a partir de un receptáculo engrosado. | Peras, manzanas |
| **Frutos simples-secos dehiscentes** | | |
| Folículos | Frutos de 1 carpelo que se abren a lo largo de una sutura cuando se liberan las semillas | Asclepias, aguileñas, peonías, magnolias |
| Legumbres | Frutos de 1 carpelo que se dividen en dos mitades, cada una de las cuales contiene semillas. Las legumbres pertenecen a la misma gran familia vegetal de los guisantes y las judías. Las semillas pueden nacer en un ovario común o en compartimentos separados | Guisantes, judías, algarrobas, cacahuetes |
| Silicuas | Frutos secos de 2 carpelos en los que las semillas residen en una partición existente entre las mitades del ovario | Zurrón de pastor, coles, berros, rábanos |
| Cápsulas | Frutos de dos o más carpelos, que se dividen por los nervios, o por opérculos o poros | Amapolas, lirios, boca de dragón, orquídeas, yuca |
| **Frutos simples-secos indehiscentes** | | |
| Nueces, núculas o frutos de cáscara | Frutos secos con un pericarpo duro y grueso pudiendo tener una cúpula basal | Bellotas, pecanas, castañas, avellanas |
| Esquizocarpos | Poseen un pericarpio duro y delgado que se divide en dos o más partes | Miembros de la familia del perejil, como las zanahorias |
| Aquenios | Poseen pericarpos delgados. La única semilla se une al pericarpo sólo en su base | Girasoles, ranúnculos |
| Sámaras | Poseen pericarpos delgados. Las semillas se disponen a veces en pares, y poseen alas que permiten su dispersión con el viento | Arces, olmos, fresnos |
| Cariopsis o granos | Semillas de gramíneas en las que el fruto posee un pericarpo duro, unido totalmente al embrión | Todos los miembros de la familia de las gramíneas, como el maíz y el arroz |

nolia. Los frutos de la magnolia son frutos múltiples que comprenden folículos individuales, donde cada uno contiene una semilla.

- Las **legumbres** son parecidas a los folículos con la salvedad de que, al madurar, las legumbres poseen dos nervios (el de sutura y el del carpelo) que dividen el fruto en dos mitades, Cada mitad alberga semillas. Entre los miembros de la familia de las leguminosas (Fabaceae), se incluyen vegetales como las judías, los cacahuetes y los guisantes.

- Las **silicuas**, producidas por las especies de la familia de la mostaza (Brassicaceae), son frutos secos que consisten en dos carpelos que se dividen en dos mitades, con las semillas albergadas en una partición central situada entre ambas mitades. Algunos ejemplos son el zurrón de pastor y la col.
- Las **cápsulas** se dividen de diferentes modos, dependiendo de la especie que las produce. Todas las cápsulas se desarrollan a partir de, al menos, dos carpelos. Algunas se dividen a lo largo de las suturas entre los carpelos; otras se abren por el centro de éstos; y otras forman opérculos o poros en la parte superior del ovario. Las amapolas, los lirios y las orquídeas son algunos ejemplos de plantas productores de cápsulas.

Los frutos secos **indehiscentes** continúan cerrados al madurar. Algunos ejemplos son las nueces (núculas o frutos de cáscara), los esquizocarpos, los aquenios, las sámaras y las cariopsis.

- Las **nueces, núculas** o **frutos de cáscara** presentan pericarpos pétreos, como si fueran conchas, y se originan a partir de carpelos compuestos. Algunos ejemplos son las bellotas y las avellanas. Algunas «nueces» no son realmente nueces en un sentido botánico estricto. Por ejemplo, las almendras y las nueces son drupas con el mesocarpo y el exocarpo suprimidos. El coco de Brasil es en realidad una semilla que procede de una cápsula, mientras que los pistachos son semillas que se encuentran en el interior de drupas.
- Los **esquizocarpos** son típicos de la familia del perejil (Apiaceae), como el perejil, la zanahoria, el eneldo y el apio, así como el arce (Aceraceae). Los esquizocarpos poseen un pericarpo duro y fino, que se abre en dos o más partes, cada una de las cuales contiene una semilla. En el arce, cada par de semillas presenta unas alas adheridas.
- Los **aquenios** parecen nueces pequeñas, con pericarpios duros y finos y una única semilla. Puesto que los aquenios se unen al pericarpio por un solo punto, las semillas pueden retirarse fácilmente de los frutos. Los aquenios se forman a partir de carpelos sencillos. Los girasoles y los ranúnculos producen aquenios. Como ya hemos visto, una fresa es un fruto agregado que contiene muchos aquenios.
- Las **sámaras** del fresno y del olmo son como aquenios, con la adición de pericarpos duros, finos y largos, que producen alas alrededor de una semilla única.
- Las **cariopsis** o granos son comunes en todos los miembros de la familia de las gramíneas (Poaceae), en la cual se incluyen el arroz y el maíz. El grano es un fruto seco, parecido a un aquenio, con un pericarpo duro. Al contrario que en un aquenio, en un grano el pericarpo y la testa se fusionan alrededor del embrión, por lo que el fruto no se abre cuando madura. Lo que muchas personas llaman semilla del maíz o del arroz es realmente un fruto, una cariopsis. El embrión y el endospermo están rodeados del pericarpo. Los integumentos desaparecen durante la maduración del fruto.

## Una serie de mecanismos dispersa las semillas y los frutos hacia nuevos lugares

La dispersión de las semillas sigue múltiples y diversos patrones, dependiendo de si la planta produce frutos comestibles, frutos o semillas que se adhieren a los animales, o frutos o semillas transportados por el viento o por el agua. Unas veces, es la propia semilla la que se dispersa; otras veces, es el fruto el que lo hace, como en el caso de los frutos carnosos. Incluso puede ser el vegetal en sí el que se disperse. Por ejemplo, en el caso de la barrilla pinchuda (*Salsola kali*), el viento se lleva rodando el vegetal completo y distribuye las semillas a su paso. Este efectivo método de dispersión de semillas ha hecho que la barrilla pinchuda sea una planta simbólica en la zona oeste de Norteamérica. En realidad, la barrilla pinchuda es originaria de Rusia. Unos inmigrantes rusos transportaron accidentalmente consigo semillas de esta planta a Estados Unidos, mezcladas con otras semillas de cultivo que habían llevado para plantar.

Algunas semillas presentan plumas o pelusa (como las semillas de diente de león, Figura 6.14a), o alas (como las semillas de arce, Figura 6.14b) para facilitar su vuelo con el viento. Otras son redondas, como las semillas de la amapola o del tabaco, y por tanto pueden rodar con la acción del viento. Algunas semillas, como las de las orquídeas o las petunias, son diminutas y vuelan con el viento como si fueran partículas de polvo.

La dispersión autoinducida de semillas a través del aire se produce en diferentes especies, pero de muy diversas maneras. Un método atípico de dispersión aérea es el de los frutos del muérdago enano, que son disparados al aire violenta y rápidamente cuando el calor de un animal que pasa los activa. En el muérdago diminuto, la descarga se produce tras el aumento de la presión de agua en el fruto. En otros frutos, como los del hamamelis, la descarga se activa al secarse el fruto. En algunos miembros de la familia de las calabazas, el calor y la fermentación en el interior del fruto provocan una descar-

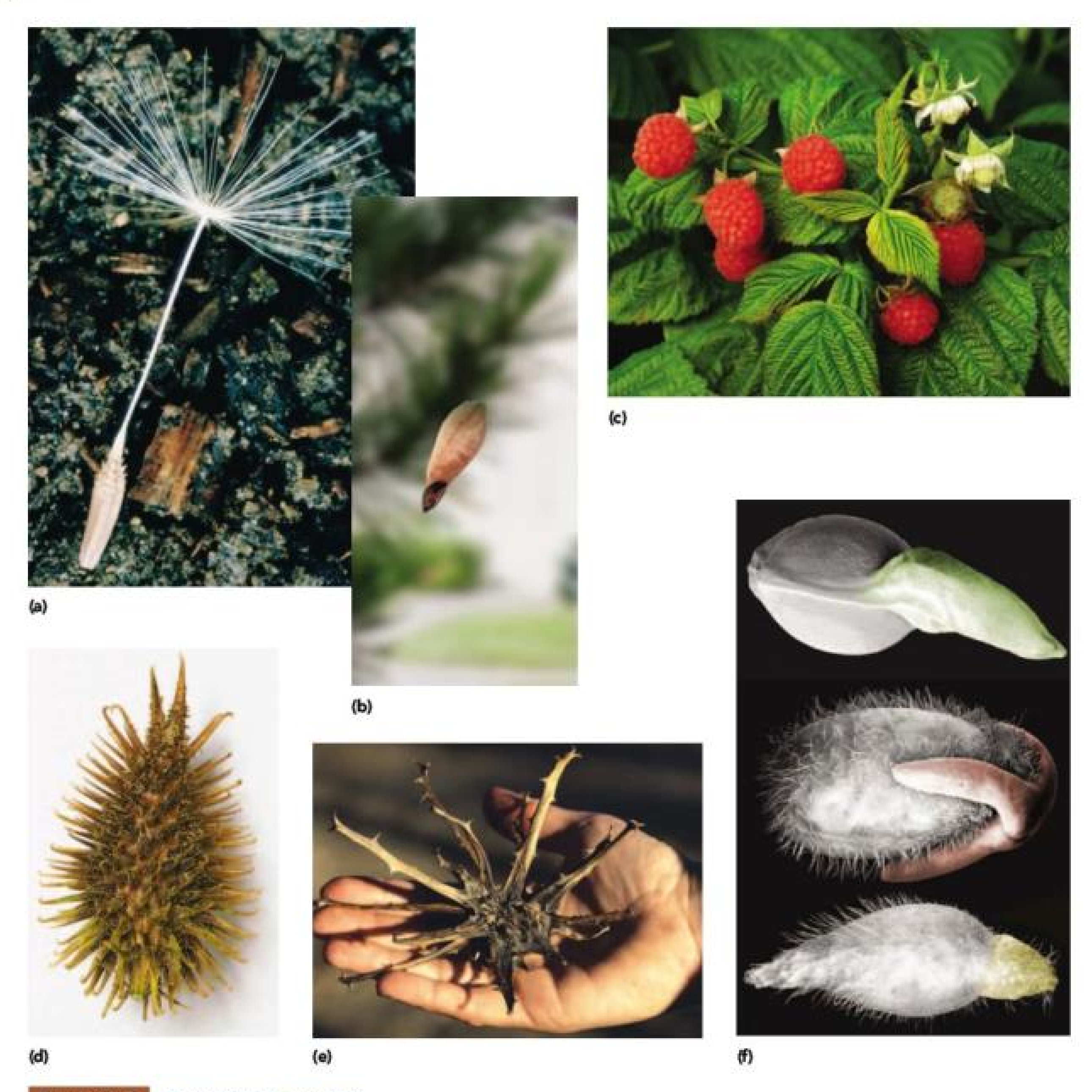



**Figura 6.14.** **Dispersión de semillas.**

(**a**) Las semillas y los frutos pueden dispersarse con el viento. Algunas semillas, como las del diente de león, poseen el cáliz modificado en forma de plumas, lo que permite su dispersión aérea. Los frutos del arce y del pino (**b**) poseen alas. En el caso de la barrilla pinchuda, todo el vegetal se rompe por la base y rueda por el suelo con el viento. El paso de algunas semillas, como las de estas frambuesas (**c**), a través del sistema digestivo de un animal, disuelve parte de la testa, facilitando la germinación. Los animales también sirven para dispersar las semillas (**d**). Muchas semillas poseen anzuelos o ganchos en sus testas o en la cobertura de sus frutos, que se adhieren al pelaje de los animales. La mayoría de las semillas o frutos son capaces de aprovechar el viaje, pues se adhieren al pelaje (o a la ropa). Los senderistas conocen de sobra los frutos del abrojo (*Xanthium*). El harpagófito (*Harpagophytum procumbens*) (**e**) es un fruto que se pega a las patas de los animales y finalmente se abre para liberar sus semillas. (**f**) Algunas semillas producen eleosomas (en la figura son los componentes artificialmente coloreados en la punta de las semillas), que son cuerpos de aceite que atraen a las hormigas. Éstas dispersan las semillas al alimentarse del eleosoma, pues transportan las semillas y su eleosoma bajo tierra. El alimento beneficia a las hormigas, mientras que el destino subterráneo beneficia a las semillas.



ga explosiva de las semillas, contenidas en una sustancia efervescente, en cuanto la pared ovárica es lo suficientemente débil como para sucumbir a la presión interna generada por el $CO_2$.

Algunos frutos y semillas, como en el caso del coco, se dispersan con bastante éxito flotando en el agua. En las aguas oceánicas, estos frutos precisan gruesas capas externas, duras o esponjosas, para impedir la entrada del agua salada. Así, el coco, adaptado para sobrevivir largos períodos de tiempo flotando en el océano, ha llegado a numerosos lugares nuevos arrastrado por las corrientes.

Otros vegetales producen semillas o frutos con bolsas de aire atrapado que favorecen la flotación. Por ejemplo, las ciperáceas son plantas de pantanos o ciénagas que producen semillas cubiertas por sacos, rodeados a su vez de membranas, que ayudan a las semillas a flotar. Por otro lado, las ceras que repelen el agua cubren algunos frutos y semillas de manera que pueden sobrevivir a la dispersión acuática. En el transcurso de inundaciones, plantas enteras pueden ser arrancadas de su emplazamiento y enviadas a nuevos lugares. Las cápsulas rellenas de semillas pueden ser esparcidas por las gotas de lluvia a nuevos lugares localizados a unos metros de distancia.

Algunas semillas delegan su dispersión en los animales, sirviéndoles de alimento y aprovechando el viaje. En algunos casos, la semilla pasa a través del sistema digestivo para finalmente germinar en un nuevo lugar, envuelta en un cúmulo de fertilizante recién hecho (Figura 6.14c). La maduración de un fruto implica cambios en la coloración, que pasa a ser roja, amarilla o naranja, pues estos colores atraen a los animales. Además, los frutos maduros producen un olor agradable o, al menos, interesante, y suelen ser dulces al paladar. Estas características de los frutos carnosos atraen a los agentes animales de la dispersión. Cuando el nivel de azúcar del fruto está aumentando, el color suele volverse más brillante. Con frecuencia, los frutos verdes, con semillas inmaduras, son amargos y desagradables al gusto, provocando que el animal desista. Por ejemplo, algunas variedades de caqui son particularmente ricas en taninos astringentes antes de madurar. El tanino es el mismo compuesto que hace que, en ocasiones, las hojas de té sean amargas.

En otros casos, la semilla o el fruto produce ganchos, anzuelos o sustancias adhesivas que se adhieren al pelaje o a la piel de los animales para embarcarse en un viaje hacia nuevos horizontes (Figura 6.14d y e). En gran cantidad de especies de plantas (hasta un tercio de las especies en algunos ecosistemas), las hormigas son las encargadas de transportarlas a nuevos lugares. Algunas semillas producen unos apéndices blancos denominados eleosomas, que sirven de alimento para las hormigas (Figura 6.14f). En Norteamérica, entre este tipo de vegetales se encuentran la dicentra o corazón de María, *Trillium* (especies de lirio), *Dicentra cucullaria*, y algunas violetas.

El ser humano también transporta plantas, semillas y frutos ya sea voluntaria o involuntariamente. Esto es algo que preocupa a los agricultores, pues existen nuevas y virulentas enfermedades vegetales, así como plantas nocivas, que pueden expandirse por todo el mundo a causa del contacto humano.

## Repaso de la sección

1. **¿Cuáles son las funciones de un fruto?**
2. **Describe la estructura básica de un fruto.**
3. **¿En qué se diferencian un fruto simple, un fruto agregado y un fruto múltiple?**

# RESUMEN

## Introducción a la reproducción de las plantas

Los rasgos estructurales, funcionales y bioquímicos de un organismo están diseñados para asegurar el éxito del individuo, así como el de la producción de descendencia.

**La reproducción asexual se produce mediante mitosis y da lugar a descendientes genéticamente idénticos entre sí a su progenitor (pág. 143)**

Las plantas tienden a emplear la reproducción asexual en ambientes estables. Algunos métodos incluyen la producción de vástagos adventicios a partir de las raíces y de plántulas a partir de las hojas.

**La reproducción sexual provoca variación genética (págs. 143-145)**

En la reproducción sexual, la descendencia presenta una combinación de los rasgos genéticos de cada uno de los dos progenitores. La reproducción sexual es más usual en ambientes variables o cambiantes, donde un alto grado de variabilidad de los rasgos de la descendencia podría ser de utilidad para garantizar la supervivencia de la especie.

## Meiosis y alternancia de generaciónes

La meiosis produce núcleos que contienen la mitad del número original de cromosomas. Dichas células son necesarias en la reproducción sexual para mantener constante el número de cromosomas.

**Los núcleos hijos producidos por meiosis conservan una copia de cada cromosoma (págs. 145-147)**
En la meiosis, los cromosomas homólogos forman pares en la profase I de manera que, como resultado de la meiosis I, el número de cromosomas se divide efectivamente a la mitad. La meiosis II se asemeja a la mitosis. El resultado final de la meiosis de una célula diploide son cuatro células haploides, que en los vegetales son las esporas.

**El ciclo sexual de una planta presenta fases pluricelulares tanto haploides como diploides (págs. 147-150)**
En los ciclos vitales sexuales de las plantas, un esporófito pluricelular diploide (*2n*) se alterna con un gametófito pluricelular haploide (*n*). En los ciclos vitales de las plantas, la meiosis produce esporas haploides. El espermatozoide y óvulos se producen mediante la mitosis de las estructuras que se originan a partir de estas esporas. En la mayoría de las plantas, los gametófitos son menos visibles que los esporófitos.

## Estructura de la piña y de la flor

En las plantas con semillas, para que se produzca la fecundación, primero ha de producirse la polinización. En la mayoría de las especies de Gimnospermas, los gametófitos masculinos y femeninos se localizan en diferentes conos del mismo vegetal. La mayor parte de las especies de Angiospermas producen flores que contienen partes masculinas y femeninas. Algunas especies de Angiospermas son monoicas, es decir, cada vegetal presenta flores masculinas y flores femeninas. Otras son dioicas, esto es, cada vegetal es bien masculino o bien femenino.

**En las Gimnospermas, algunos meristemos apicales producen conos (págs. 151-152)**
Las piñas son meristemos reproductores que se desarrollan a partir de meristemos vegetativos. El tallo se convierte en el eje central de la piña. En un pino, las hojas se modifican para convertirse en esporofilos en los estróbilos masculinos, y en brácteas en las piñas femeninas. En las últimas, los esporofilos se desarrollan a partir de yemas axilares.

**En las Angiospermas, algunos meristemos apicales producen flores (pág. 152)**
En respuesta a diversas señales hormonales, los meristemos apicales pueden dar lugar a flores masculinas, femeninas o hermafroditas. Todas las partes de una flor son hojas modificadas.

**Una flor puede comprender hasta cuatro tipos de hojas modificadas (págs. 152-153)**
Los cuatro tipos de hojas modificadas que forman parte de una flor son los sépalos, los pétalos, los estambres y los carpelos.

**El número y la simetría de las partes de la flor pueden variar (págs. 153-154)**
Las flores completas poseen los cuatro tipos de hojas modificadas. Las flores incompletas carecen de uno o más tipos. Las flores perfectas poseen estambres y carpelos, mientras que las flores imperfectas poseen o estambres o carpelos. Las flores regulares presentan simetría radial, mientras que las irregulares presentan simetría bilateral. Con frecuencia, la estructura de las flores ha evolucionado en conjunción con la estructura y hábitos evolutivos de los animales polinizadores.

**La posición del ovario en una flor puede variar (págs. 154-155)**
Los sépalos, los pétalos y los estambres pueden unirse por debajo, por encima o en medio del ovario.

**Las estructuras florales son un ejemplo de cómo la selección natural puede modificar una forma ya existente (pág. 155)**
Las flores evolucionaron como resultado de mutaciones foliares que aumentaron la capacidad de los vegetales para sobrevivir.

## Estructura de la semilla

Las semillas son el producto de la reproducción vegetal en la tierra seca. Existen para ayudar a las plantas a superar las estaciones del año inhóspitas para su crecimiento.

**Las semillas se forman a partir de óvulos en las brácteas de la piña o en los carpelos de la flor (pág. 156)**
En las Gimnospermas, las semillas se forman a partir de óvulos en la superficie superior de las brácteas de la piña. En las Angiospermas, las semillas se forman a partir de óvulos en el interior de los carpelos del fruto. Las brácteas, las escamas de las piñas, los carpelos y los frutos se originan a partir de hojas modificadas.

**Las semillas alimentan y protegen el embrión en desarrollo (pág. 156)**
Una semilla es un embrión rodeado de cantidades variables de tejido nutritivo y, a su vez, de una testa. El tejido nutritivo es utilizado a medida que el embrión se desarrolla en el interior del óvulo. Los tegumentos, o capas que rodean al embrión, se convierten en la testa.

**En la germinación de las semillas, primero crece la raíz embrionaria atravesando de la testa, y luego se inicia la formación de la plántula (págs. 156-159)**
Las semillas contienen muy poca agua. Un período de absorción de agua, denominado *imbibición*, precede a la germinación, que comienza cuando la radícula se abre paso a través de la testa para tomar contacto con el suelo. Muchas semillas con-

tienen ácido abscísico, que impide la germinación durante unos meses tras la formación de la semilla. La dormancia de las semillas evita que éstas germinen cuando las condiciones ambientales son inapropiadas para su supervivencia.

## Estructura del fruto

**Durante el desarrollo de las semillas en una planta con flores, el ovario se desarrolla para formar parte de un fruto o integrar su totalidad (pág. 159)**
En términos botánicos, un fruto consiste en un ovario u ovarios maduros. Los frutos pueden ser carnosos o secos. La parte externa de la pared ovárica es el *exocarpo*, la parte intermedia es el *mesocarpo*, y la interna es el *endocarpo*.

**Los frutos pueden clasificarse en simples, agregados o múltiples (págs. 161-163)**
Los frutos pueden ser simples, agregados (que tienen más de un carpelo en una única flor) o múltiples (que se forman a partir de más de una flor). Los frutos simples pueden ser carnosos o secos. Los frutos secos pueden ser dehiscentes (se abren al madurar) o indehiscentes (siguen cerrados al madurar).

**Una serie de mecanismos dispersa las semillas y los frutos hacia nuevos lugares (págs. 163-165)**
Las semillas pueden dispersarse con el viento y flotando en el agua. Algunos frutos adquieren colores brillantes y sabores dulces cuando maduran, atrayendo así a los animales que los asisten en la dispersión de las semillas. Ciertos frutos descargan sus semillas de forma explosiva.

## Cuestiones de repaso

1. Compara y contrasta la reproducción asexual y la sexual.
2. ¿Cuál es la diferencia entre haploide y diploide?
3. ¿Cuál es la utilidad de la meiosis?
4. ¿Cómo describirías los cromosomas homólogos a un amigo que nunca ha estudiado Biología?
5. ¿Qué ocurre durante el emparejamiento de los cromosomas?
6. ¿Por qué la meiosis I es conocida como la división reductora?
7. ¿Cuál es la diferencia entre un gametófito y un esporófito?
8. Subraya las etapas básicas del ciclo vital sexual de una planta, indicando cuándo tienen lugar la meiosis y la mitosis.
9. Describe las variaciones básicas entre gametófitos y esporófitos.
10. ¿Cuál es la diferencia entre una especie monoica y una dioica?
11. Identifica los cuatro tipos de hojas modificadas en una flor y describe brevemente sus funciones.
12. ¿Es una flor completa una flor perfecta? ¿Es una flor perfecta una flor completa? Razona tu respuesta.
13. Describe la estructura básica de una semilla y explica cómo se produce la germinación.
14. ¿Cuáles son las diferencias entre un fruto simple, uno múltiple y uno agregado?
15. ¿Cuáles son los métodos básicos de dispersión de semillas?

## Cuestiones para reflexionar y debatir

1. Supón que un agrónomo y un ingeniero genético han trabajado juntos, y han producido una planta que crece en estado silvestre bajo casi todas las condiciones climáticas, y que produce abundantes y sabrosos frutos y semillas aptos para el consumo humano. ¿Cuáles crees que serían las consecuencias biológicas, sociológicas, económicas y políticas?
2. Imagina que eres transportado hasta el Período Carbonífero, hace 320 millones de años. Las plantas con semillas no existen, así que los frutos y las semillas no forman parte de tu dieta, pero necesitas una alimentación adecuada para sobrevivir. Y, por cierto, eres vegetariano. ¿Qué prepararías para cenar?
3. ¿Por qué sería peligroso para un vegetal confiar en una única especie animal como agente polinizador?
4. Algunas plantas con flores se autopolinizan. Dado que no son polinizadas por otros seres vivos, ¿por qué crees que estas plantas todavía tienen flores?
5. Algunos frutos son venenosos, mientras que otros son comestibles. ¿Cómo facilitan estas dos características la dispersión de semillas?
6. Dibuja diagramas explicativos que ilustren y comparen los gametófitos de un musgo, un helecho, una Gimnosperma, y una Angiosperma.

## Conexión evolutiva

Los biólogos creen que, en la historia de la vida en la Tierra, la reproducción asexual evolucionó antes que la sexual. Esta última es claramente una estrategia exitosa que tiene un gran valor adaptativo, pues la mayoría de las eucariotas presentan ciclos vitales que incluyen la reproducción sexual. Más aún, en muchas eucariotas, la reproducción sexual es el único proceso reproductor en su ciclo vital. ¿Por qué la reproducción sexual es tan ventajosa?

## Para saber más

Babel, Nancy. *The New Seed Starters' Handbook*. Emmaus, PA: Rodale Press, 1988. Gran cantidad de información botánica básica y técnicas útiles para cultivar vegetales a partir de semillas.
Hutton, Wendy y Heinz Von Losen. *Tropical Fruits of Asia*. Boston: Periplus Editions, 1996. Un libro elegantemente ilus-

trado con numerosos detalles sobre los frutos tropicales de Tailandia, Malasia e Indonesia.

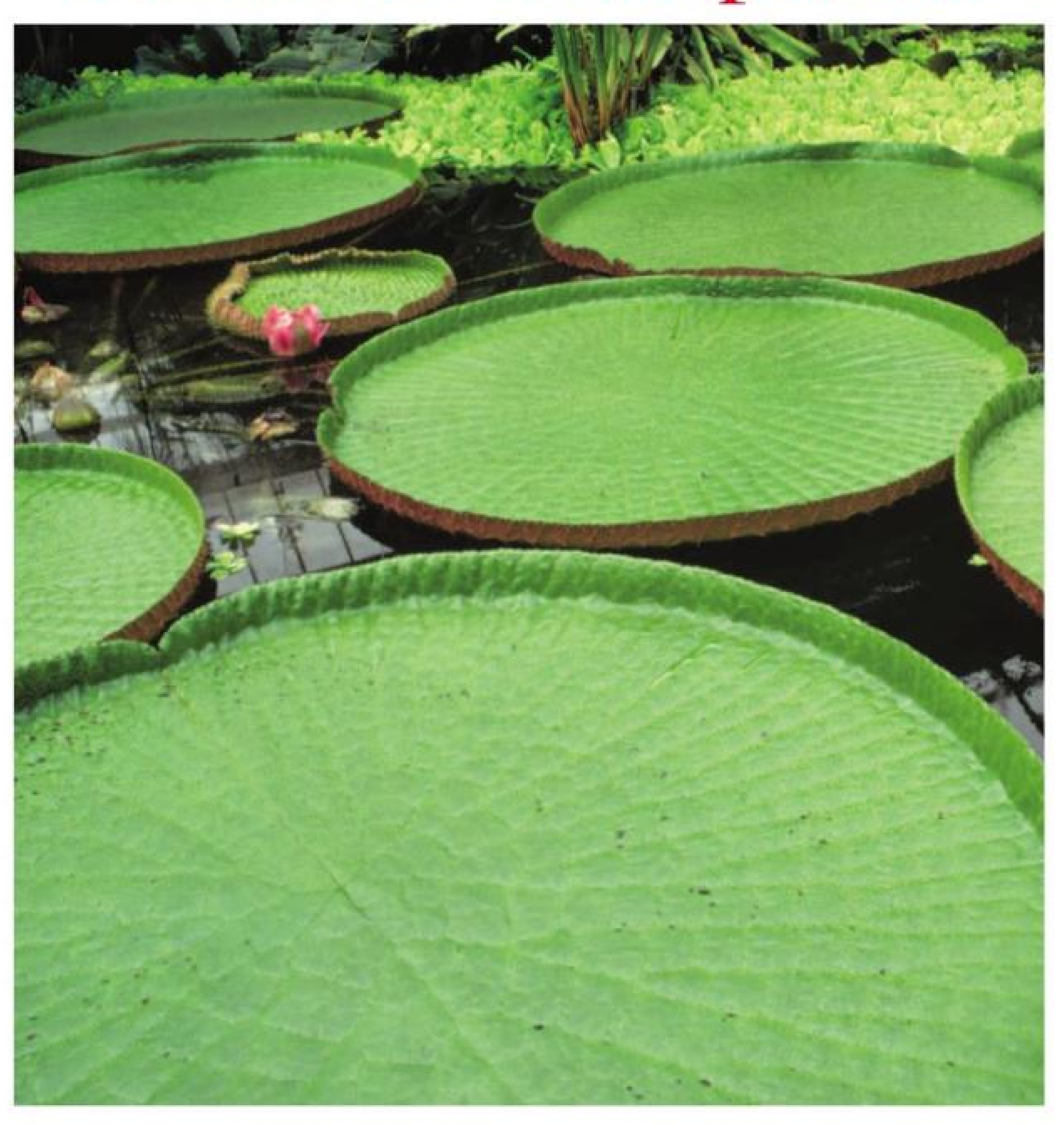
Klein, Maggie Blyth. *All About Citrus and Subtropical Fruits*. New York: Ortho Books, 1985. Fotografías e información sobre 50 variedades de cítricos y 16 frutas exóticas.

Schneider, Elizabeth. *Uncommon Fruits & Vegetables: A Commonsense Guide*. New York: William Morrow, 1998. Información interesante sobre la compra, el almacenamiento y el consumo de 80 frutos y hortalizas poco comunes.

Susser, Allen y Grez Schneider. *The Great Mango Book*. Berkeley, CA: Ten Speed Press, 2001. Los mangos empezaron siendo un ingrediente fundamental en la cocina india. Hoy en día, se emplean en todo el mundo más de 50 variedades para la preparación de numerosos y diversos platos y bebidas.

UNIDAD DOS

# Funciones de las plantas



7

# Bioquímica vegetal básica



Café, eucalipto, jengibre, albahaca y clavo: todos producen compuestos bioquímicos utilizados por los seres humanos.

## Componentes moleculares de un organismo vivo

Los carbohidratos, que proporcionan y almacenan energía, y funcionan como bloques de construcción estructural, comprenden azúcares y polímeros de azúcar

Las proteínas, que catalizan las reacciones y funcionan como bloques de construcción estructural, son polímeros de aminoácidos

Los ácidos nucleicos ADN y ARN, que codifican y expresan la información genética, son polímeros de nucleótidos

Los lípidos son componentes de la membrana, constituidos fundamentalmente por átomos de carbono e hidrógeno derivados de acetatos y de otras moléculas

Los metabolitos secundarios, como los fenoles, alcaloides y terpenoides, suelen servir para proteger o fortalecer los vegetales

## Energía y reacciones químicas

La energía puede almacenarse y puede mover o cambiar la materia

Las reacciones químicas implican una entrada o salida neta de energía libre

Las reacciones redox liberan energía como resultado del movimiento de electrones entre átomos o moléculas

El enlace del grupo fosfato terminal del ATP libera energía cuando se rompe

En los organismos vivos, NADH, NADPH y $FADH_2$ son los transportadores universales de electrones ricos en energía

## Reacciones químicas y enzimas

La teoría de la colisión explica la formación de productos mediante reacciones en gases o líquidos

Las enzimas ubican los reactivos, permitiendo que se produzcan reacciones con una energía de activación o un incremento de temperatura mínimos

Los cofactores, como las coenzimas, interaccionan con las enzimas para ayudar a que se produzcan las reacciones

La inhibición competitiva o no competitiva puede ralentizar o detener las reacciones y rutas enzimáticas

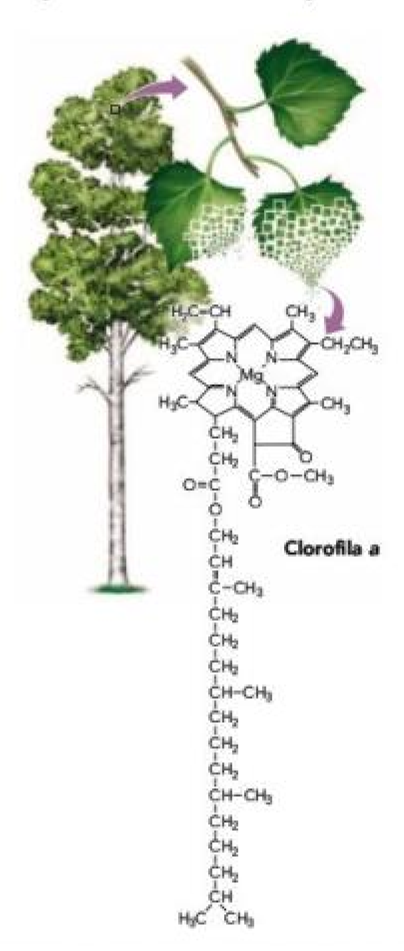
Las reacciones enzimáticas están interconectadas mediante rutas metabólicas

Uno de los paradigmas del Universo es que los objetos grandes están formados por numerosos componentes más pequeños. En términos químicos, todo está formado por las pequeñas piezas de materia que llamamos *moléculas*, y las moléculas en sí mismas están compuestas por átomos. Un automóvil, integrado por piezas de metal y plástico, consiste en último lugar en pequeñas moléculas. Los ingredientes de un pastel, como la harina, el azúcar y el aceite, tienen una estructura molecular. Los organismos vivos no son una excepción. Así como en un juego, las pequeñas piezas ajustables encajan entre sí para formar un puzle o una estructura Lego®, un organismo puede fragmentarse en componentes que contienen billones de moléculas.

La Bioquímica es el estudio de cómo las moléculas orgánicas, basadas en armazones de átomos de carbono, conforman la estructura básica de los organismos. A pesar de que la Bioquímica es un tema complejo, la visión general bioquímica de un organismo vivo es aparentemente simple, pues consiste en tres categorías de componentes:

- **Moléculas orgánicas que funcionan como «bloques de construcción».** Los organismos fotosintéticos, como las plantas, fabrican diferentes tipos de moléculas orgánicas pequeñas. Utilizando el $CO_2$ del aire y el $H_2O$ del suelo, la fotosíntesis produce fosfatos de azúcar de tres carbonos, que a su vez se utilizan (en ocasiones junto con minerales del suelo) para fabricar otros tipos de moléculas. Otras formas de vida obtienen los bloques de construcción moleculares de la vida de forma directa o indirecta a partir de las plantas y otros organismos fotosintéticos. Por ejemplo, los animales se alimentan de vegetales o de animales que han comido vegetales. Cuando hablamos de *alimentos*, nos referimos bioquímicamente a las moléculas orgánicas que proporcionan energía y que nuestros cuerpos reorganizan para fabricar las moléculas orgánicas que necesitamos producir y que nos mantienen.
- **Enzimas.** Las enzimas son proteínas que ayudan en las reacciones químicas de las células. Modifican moléculas orgánicas pequeñas y las combinan y vuelven a combinar en moléculas más grandes, más pequeñas o diferentes. Una célula viva posee miles de enzimas diferentes, cada una de las cuales lleva a cabo una modificación o unión específica de moléculas orgánicas. En resumen, las enzimas son las herramientas que dan lugar a los componentes celulares, las células y, por último, los organismos.
- **Un proyecto para producir todos los distintos tipos de moléculas.** El ADN en los cromosomas contiene el proyecto del organismo; concretamente, la estructura de las enzimas. Una vez se producen las enzimas, éstas comienzan el proceso de modificación de las moléculas orgánicas para convertirlas en componentes celulares y organísmicos.

De manera general, la Bioquímica implica examinar cómo todos estos componentes encajan entre sí e interactúan. En este capítulo, primero veremos los tipos básicos de moléculas que forman los bloques de construcción de los vegetales y de otros organismos. Después examinaremos las funciones de la energía y las enzimas en las reacciones químicas, que proporcionan una base para el estudio de la fotosíntesis y la respiración en los dos capítulos siguientes. Si fuera necesario repasar conceptos de Química básica, podremos remitirnos al Apéndice A.




Esta estructura de clorofila *a* representa uno de los millones de moléculas presentes en las hojas.

# Componentes moleculares de un organismo vivo

La mayor parte de las grandes moléculas de los vegetales y otros organismos están compuestas por sólo unos pocos tipos de moléculas más pequeñas. Una macromolécula típica es un **polímero**, una molécula larga compuesta por unidades estructurales repetitivas denominadas **monómeros**. Podríamos pensar que los monómeros son ladrillos de construcción iguales. Por ejemplo, la mayoría de los carbohidratos son polímeros formados por moléculas de azúcar enlazadas. Como ya veremos, diversas combinaciones de sólo unos pocos tipos de monómeros pueden dar lugar a una amplia variedad de polímeros. Generalmente, los monómeros se unen para formar polímeros mediante una reacción química conocida como **síntesis por deshidratación**, bautizada así porque el enlace se produce al eliminar una molécula de agua (Figura 7.1a). La síntesis por deshidratación también se denomina *reacción de deshidratación* o *reacción de condensación*.

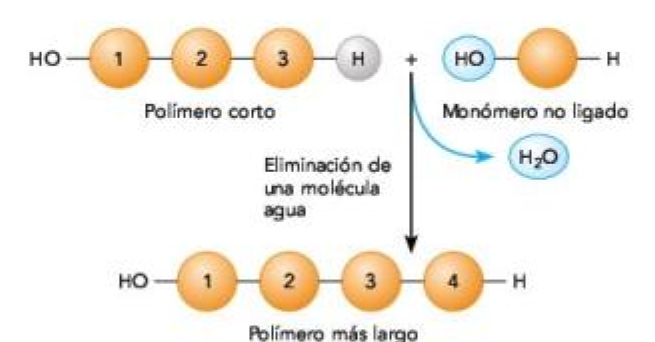
Además de formar macromoléculas, las células también han de descomponerlas en moléculas más pequeñas. Como cabría esperar, romper un enlace formado mediante síntesis por deshidratación implica añadir una molécula de agua, un proceso conocido como **hidrólisis**. Básicamente, la hidrólisis es el proceso inverso a la síntesis por deshidratación (Figura 7.1b).

Como vimos en el Capítulo 2, existen cuatro tipos fundamentales de macromoléculas en los organismos vivos: carbohidratos, proteínas, ácidos nucleicos y lípidos. Estas macromoléculas se denominan **metabolitos primarios**, porque son productos esenciales del metabolismo o de las reacciones químicas, involucrados en el crecimiento y desarrollo de cada célula vegetal y, de hecho, de las células de todos los organismos. A continuación nos centraremos en la estructura de dichas macromoléculas y, además, veremos algunas moléculas denominadas **metabolitos secundarios** porque no son esenciales para el crecimiento y desarrollo básicos del vegetal. Los metabolitos secundarios no se encuentran en todas las células vegetales, ni tampoco en todas las especies vegetales, pero desempeñan una serie de funciones importantes, como proporcionar sostén estructural y proteger a muchos vegetales de la actuación de los herbívoros, así como de enfermedades.

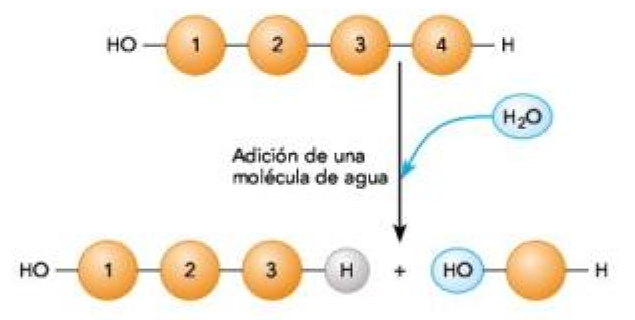
## Los carbohidratos, que proporcionan y almacenan energía, y funcionan como bloques de construcción estructural, comprenden azúcares y polímeros de azúcar

Los carbohidratos, cuyos nombres generalmente adoptan la terminación -osa, comprenden todos los azúcares y sus polímeros. Cada carbohidrato contiene carbono, hidrógeno y oxígeno, y puede clasificarse como monosacárido, disacárido o polisacárido.

Los **monosacáridos** son el tipo más simple de carbohidrato, con una fórmula molecular que suele ser múltiplo de $CH_2O$. Los monosacáridos también se conocen como *azúcares simples* o *carbohidratos simples*. El monosacárido más abundante en los vegetales es la glucosa, una combinación de dos fosfatos de azúcar que son productos inmediatos de la fotosíntesis (Figura 7.2a). Los vegetales




**(a) Síntesis por deshidratación de un polímero**, el proceso mediante el cual los monómeros se unen para formar polímeros. La formación y eliminación de una molécula de agua da como resultado la unión de un monómero con otro.




**(b) Hidrólisis de un polímero**, el proceso inverso, mediante el cual un monómero se separa de otros monómeros al añadir una molécula de agua.

**Figura 7.1. Síntesis por deshidratación e hidrólisis.**
Carbohidratos, proteínas, ácidos nucleicos y lípidos: todos son importantes polímeros presentes en las células.

Forma lineal

Forma cíclica

Forma cíclica abreviada

**(a)** Estructura de la glucosa, un monosacárido

Azúcar de tres carbonos

**Gliceraldehído**

Azúcar de cinco carbonos

**Ribosa**

Azúcares de seis carbonos

**Glucosa**

**Galactosa**

**Fructosa**

**(b)** Ejemplos de monosacáridos

**Figura 7.2.** **Algunas estructuras de monosacáridos.**

**(a)** La glucosa, un azúcar de seis carbonos, existe en forma de cadena lineal o cíclica. En este diagrama, la transición entre ambas formas se muestra también mediante una fórmula estructural abreviada. **(b)** Los azúcares pueden tener diferente número de átomos de carbono, pero generalmente poseen entre cuatro y siete. Los azúcares de tres carbonos no presentan fórmula cíclica, pero sí pueden aparecer azúcares mayores como cadenas lineales o cíclicas. Se debe tener en cuenta, al comparar la glucosa y la galactosa, que la variación en torno a los carbonos asimétricos (en gris), da lugar a diferentes azúcares. Los azúcares también pueden variar en la posición del grupo carbonilo (en rosa).

utilizan la glucosa como fuente principal de energía. Otro monosacárido común es la fructosa, un azúcar de seis carbonos producido por casi todas las frutas y por algunas hortalizas (Figura 7.2b). Dos azúcares de cinco carbonos, la ribosa y la desoxirribosa, son, respectivamente, parte de los ácidos nucleicos ARN y ADN.

Dos monosacáridos pueden unirse y formar un **disacárido**. El disacárido más común es la sacarosa ($C_{12}H_{22}O_{11}$), o azúcar de mesa, que se forma cuando la glucosa se une a la fructosa (Figura 7.3a). Al unir dos unidades de glucosa, se forma la maltosa (Figura 7.3b). Al enlazar diversos monómeros de azúcar, pueden producirse numerosos tipos diferentes de disacáridos. La glucosa y sus derivados se unen entre sí como resultado de una síntesis por deshidratación.

Las reacciones de síntesis por deshidratación pueden también unir entre cientos y miles de monosacáridos para formar polímeros denominados **polisacáridos**, que suelen almacenar energía o proporcionar sostén estructural. Algunos ejemplos de polisacáridos son el almidón y la celulosa. El almidón almacena energía cuando la fotosíntesis produce más glucosa de la que puede ser utilizada de inmediato por el vegetal. El almidón vegetal es la amilosa, mientras que los animales fabrican glucógeno, un polisacárido que almacena energía. Los vegetales almacenan grandes cantidades de almidón en las semillas para utilizarlo durante la germinación, con el fin de proporcionar energía al vegetal en desarrollo.

La celulosa, que proporciona sostén estructural en las paredes celulares de las plantas y las algas, posee una estructura similar a la del almidón, en tanto las glucosas de ambos están unidas por el primer carbono de una con el cuarto carbono de otra. La diferencia estructural entre el almidón y la celulosa reside en que, en la celulosa, el resto de glucosas se disponen al revés (Figura 7.4a). Técnicamente, las glucosas del almidón se unen mediante enlaces alfa-alfa ($\alpha$-$\alpha$), mientras que las de la celulosa se unen

Glucosa Fructosa

Sacarosa

**(a)** La glucosa y la fructosa pueden unirse para formar el disacárido sacarosa o *azúcar de mesa*.

Glucosa Glucosa

Maltosa

**(b)** Dos moléculas de glucosa pueden unirse para formar maltosa. Este enlace implica unir el carbono número uno de una glucosa con el carbono número cuatro de otra. Un enlace diferente de ambas glucosas daría lugar a un disacárido diferente.

**Figura 7.3. Síntesis por deshidratación de disacáridos.**

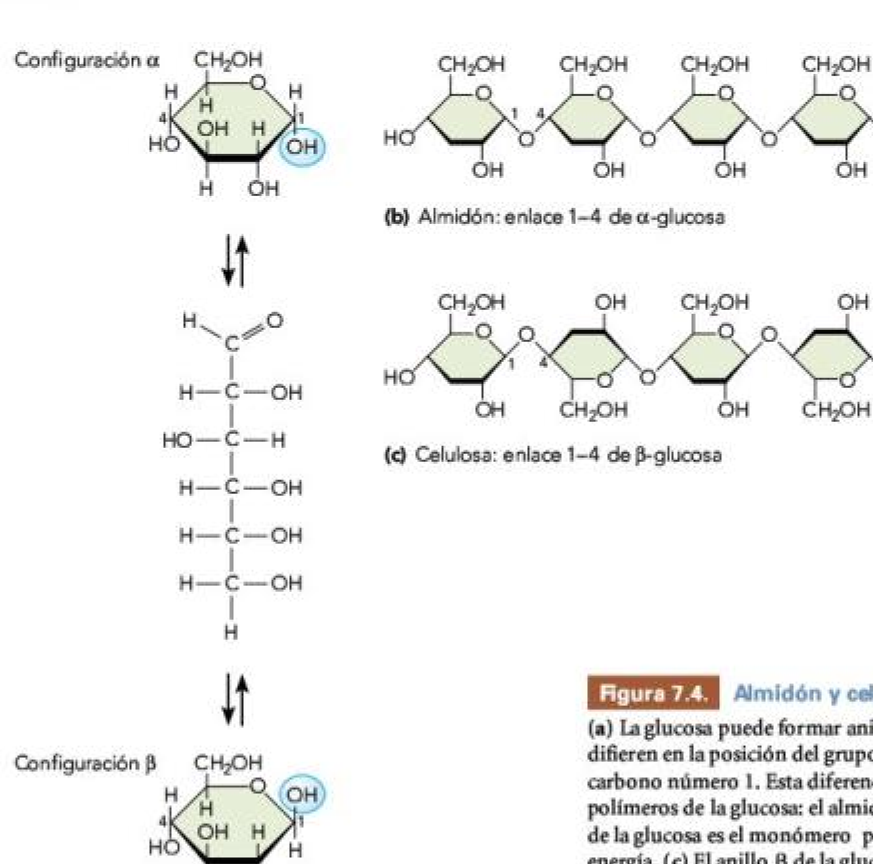



**Figura 7.4. Almidón y celulosa: dos polisacáridos.**

**(a)** La glucosa puede formar anillos alfa (α) y beta (β), que difieren en la posición del grupo hidroxilo (–OH), unido al carbono número 1. Esta diferencia distingue a dos de los polímeros de la glucosa: el almidón y la celulosa. **(b)** El anillo α de la glucosa es el monómero para el almidón, que almacena energía. **(c)** El anillo β de la glucosa es el monómero para la celulosa, componente principal de las paredes celulares vegetales. El ángulo del enlace provoca que el resto de las glucosas se sitúen «al revés».

mediante enlaces beta-beta (β-β) (Figura 7.4b y c). Las enzimas digestivas de los mamíferos pueden romper los enlaces alfa-alfa, permitiendo así que el almidón sea utilizado como fuente de alimento. Sin embargo, los mamíferos no pueden digerir la celulosa, que posee enlaces β-β. En realidad, mamíferos como la vaca o el caballo, que «comen» el material de celulosa contenido en la hierba y en la madera, no rompen la celulosa. En contrapartida, los microorganismos que habitan en sus intestinos producen celulasa, una enzima que digiere la celulosa.

Los vegetales pueden convertir los azúcares en muchos otros compuestos, además de los disacáridos y polisacáridos. De manera general, los carbonos presentes en toda molécula vegetal, y en toda otra forma de vida, se originan en la fotosíntesis como fosfatos de azúcar de tres carbonos simples. Puesto que las numerosas moléculas y reacciones bioquímicas del organismo son el objeto de nuestro estudio, no debemos perder de vista su total dependencia de los carbohidratos que se producen en la fotosíntesis.

## Las proteínas, que catalizan las reacciones y funcionan como bloques de construcción estructural, son polímeros de aminoácidos

Existen 20 aminoácidos que las células utilizan en diversas combinaciones para formar miles de proteínas diferentes. Cada aminoácido posee la misma estructura básica, que consiste en un átomo de carbono central al cual están unidos un grupo amino ($-NH_2$), un grupo carboxilo ($-COOH$), un átomo de hidrógeno y una cadena lateral variable conocida como grupo R (Figura 7.5a). Dentro

Grupo amino
Grupo carboxilo
Cadena lateral variable
**(a)** Fórmula general de un aminoácido
**(b)** Forma ionizada de un aminoácido

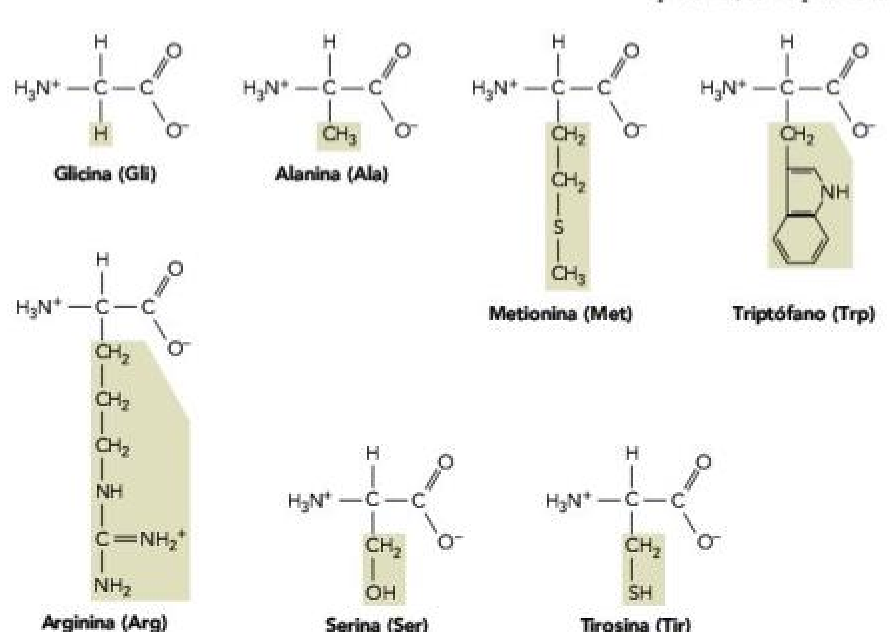



**Figura 7.5. Estructura de los aminoácidos.**
**(a)** Este diagrama muestra la estructura general de un aminoácido: un átomo de carbono central unido a un grupo amino ($-NH_2$), un grupo carboxilo ($-COOH$), un átomo de hidrógeno y una cadena lateral variable conocida como grupo R. **(b)** El grupo carboxilo puede liberar un protón ($H^+$) y es, por tanto, ácido. El nitrógeno del grupo amino acepta un protón, lo que otorga una carga positiva al grupo amino. Estos cambios dan lugar a una forma ionizada del aminoácido, como se muestra en la figura. La forma ionizada es la estructura normal dentro del pH neutro de una célula. **(c)** Ejemplos de algunos de los 20 aminoácidos que pueden utilizarse para fabricar proteínas, con la patente variación en los grupos R.

## EL FASCINANTE MUNDO DE LAS PLANTAS

### Bosques de carbohidratos

Los organismos fotosintéticos convierten las moléculas e iones simples en un conjunto de moléculas orgánicas que sirven como bloques de construcción molecular y para proporcionar energía en todos los organismos. Cada átomo de carbono, nitrógeno, fósforo y azufre de nuestro organismo ha sido incorporado químicamente a las moléculas orgánicas por las enzimas de organismos fotosintéticos, como los vegetales.

Entre un 30% y un 50% de los genes de vegetales y animales son comunes a ambos. Aun así, los organismos fotosintéticos, como las plantas, difieren claramente de los organismos no fotosintéticos, como los animales. Si estudiamos un animal de gran tamaño, como un humano, y un vegetal de gran tamaño, como un árbol, vemos que entre el 60% y el 70% de su peso es agua. No obstante, en los humanos, el siguiente componente más común son las proteínas, conformando de un 15% a un 20% del peso de una persona, principalmente en forma de músculos. En contrapartida, el segundo componente más abundante en los vegetales es la celulosa, que comprende entre el 20% y el 30% del peso de un vegetal. Cuando caminamos por un bosque, estamos rodeados por enormes cantidades de carbohidratos unidos en la celulosa. En otras palabras, los animales grandes están compuestos fundamentalmente por agua y aminoácidos polimerizados, mientras que los vegetales grandes están formados básicamente por agua y azúcares polimerizados.

La circunstancia bioquímica de que los animales de gran tamaño son carnosos, mientras que los vegetales de gran



tamaño son leñosos, nos revela algo sobre el comportamiento respectivo de cada uno de estos organismos. En un sentido general, nos dice que los animales se mueven, en tanto la proteína animal se presenta en forma de músculos, mientras que los vegetales forman tallos permanentes, a menudo leñosos, que sostienen las hojas. Los animales se mueven para reproducirse y para obtener alimentos. Hasta cierto punto, la reproducción vegetal implica movimiento, de tal forma que muchos vegetales han desarrollado mecanismos que recurren a los animales para dispersar las semillas. Con todo, los vegetales permanecen en un lugar y «alcanzan» con las raíces y hojas los recursos alimenticios que necesitan.

del pH neutro de una célula, el aminoácido posee generalmente una forma ionizada, en la que el grupo carboxilo pierde un protón ($H^+$) mediante ionización, mientras que el grupo amino gana un protón (Figura 7.5b). El grupo R es el que distingue cada aminoácido del resto y determina las propiedades del aminoácido en cuestión (Figura 7.5c). Por ejemplo, algunos aminoácidos son solubles en agua, mientras que otros no. Además de los 20 aminoácidos utilizados para fabricar proteínas, existen otros que cuentan con otras funciones, como proporcionar energía y aportar parte de la estructura de hormonas como la auxina. Con todo, los aminoácidos suelen actuar como ladrillos de las proteínas.

Algunas de las moléculas más abundantes en la tierra son proteínas, que suponen el 50% o más del peso seco de la mayoría de los organismos vivos. En las células vegetales, las proteínas son el segundo tipo de moléculas más común, después de los carbohidratos, y comprenden entre un 10% y un 15% del peso seco de una célula normal. A menudo, la mayor concentración de proteínas en los vegetales se localiza en las semillas; en algunas, hasta un 40% del peso seco pueden ser proteínas. La mayoría de proteínas de las células vivas son enzimas, que ayudan a acelerar las reacciones químicas. Como vimos en el Capítulo 2, las proteínas estructurales, como la actina y la tubulina, son partes importantes del citoesqueleto. Las proteínas de reserva proporcionan aminoácidos libres a las semillas germinantes.

Los aminoácidos se unen para formar proteínas mediante reacciones de síntesis por deshidratación que comportan enlaces peptídicos, razón por la que un polímero de aminoácidos se denomina **polipéptido** (Figura 7.6). La mayoría de las proteínas están compuestas por un único polipéptido, pero algunas presentan más de uno. Una proteína puede poseer cientos o incluso miles de aminoácidos. La secuencia de aminoácidos de una

Enlace peptídico
(a)
Cadenas laterales
Enlace peptídico
Esqueleto
Extremo amino
Extremo carboxilo
(b)

**Figura 7.6.** **Formación de un polipéptido.**
(a) Mediante síntesis por deshidratación, los monómeros de aminoácidos se unen en enlaces peptídicos para formar una cadena. (b) Dado que se forman mediante numerosos enlaces peptídicos, las proteínas también se conocen como polipéptidos. En un enlace peptídico, el carbono del grupo carboxilo se une con el nitrógeno del grupo amino del siguiente aminoácido. Los enlaces peptídicos se forman uno cada vez, comenzando por el aminoácido en el extremo amino del polipéptido, hasta que se sintetiza la proteína.

proteína, conocida como **estructura primaria** (Figura 7.7a), puede ser muy variada porque, teóricamente, cada posición en una proteína puede ocuparla cualquiera de los 20 aminoácidos diferentes. Como resultado de tal diversidad, las proteínas poseen una estructura mucho más variable que la de los polímeros de azúcar, que generalmente están constituidos por una única subunidad que se repite.

En la mayoría de las proteínas, los enlaces de hidrógeno se forman entre hidrógenos y oxígenos, y entre hidrógenos y nitrógenos, en el esqueleto de aminoácidos, unidos por enlaces peptídicos, de la proteína. Estas interacciones dan lugar a varios tipos de giros y plegamientos locales conocidos como **estructura secundaria** (Figura 7.7b). En concreto, suelen formarse hélices alfa (α) y láminas plegadas beta (β).

Los grupos R interactúan para formar la **estructura terciaria**, el modelo general tridimensional de plegamiento de una proteína (Figura 7.7c). Las hélices y láminas plegadas de la estructura secundaria se incorporan a la estructura terciaria, proceso que se estabiliza principalmente mediante interacciones carga-carga y enlaces covalentes fuertes denominados *puentes disulfuros*, que se forman entre aminoácidos que contienen azufre, como la cisteína. Con frecuencia, las conocidas como *proteínas celadoras* ayudan a plegar las cadenas proteínicas en su configuración final. Por lo general, la secuencia primaria de aminoácidos en una proteína formará las configuraciones secundaria y terciaria preferidas por su estabilidad energética. El calor puede romper la estructura terciaria de una proteína mediante un proceso denominado **desnaturalización**, como sucede cuando la clara del huevo se vuelve de color blanco opaco al cocerla.

La **estructura cuaternaria** aparece cuando una proteína contiene más de una cadena de polipéptidos (Figura 7.7d), como en el caso de la enzima vegetal rubisco, que inicia el proceso de conversión del $CO_2$ en azúcar durante la fotosíntesis. Dicha proteína, compuesta por ocho polipéptidos grandes y ocho pequeños, es un complejo proteínico con un peso molecular casi equivalente a 500.000 veces el peso molecular de un átomo de hidrógeno. (El nombre *rubisco* es realmente una abreviación, cuyo origen veremos más adelante, cuando estudiemos las enzimas en este capítulo.)

Los genes de cada organismo suministran las instrucciones para realizar la síntesis de proteínas a partir de aminoácidos (*véase* el cuadro *Biotecnología* en la página 180). Un ser humano adulto no puede fabricar ocho de los 20 aminoácidos necesarios para sintetizar las proteínas. Además, un niño no puede fabricar un noveno aminoácido, la histidina (Figura 7.8). Los aminoácidos que el cuerpo humano no puede fabricar se denominan **aminoácidos esenciales**, porque han de obtenerse en la dieta. Puesto que la mayoría de las proteínas vegetales carecen de uno o más de estos aminoácidos, las dietas vegetarianas deberían supervisarse estrictamente para tener la certeza de que aportan todos los aminoácidos necesarios. Por ejemplo, las civilizaciones latinoamericanas suelen incluir el maíz y las judías o alubias en la dieta. Muchas culturas originarias de Norteamérica suelen alimentarse de judías o alubias, y calabacines. En ambos casos, la dieta combinada proporciona todos los aminoácidos esenciales. Los dietistas recomiendan que una persona media ingiera entre 50 y 100 gramos de proteínas al día, aunque la cantidad puede ser inferior si éstas son de buena calidad. Esto significa que los aminoácidos deben equilibrarse con respecto a las necesidades del ser humano.

Lis – Gli – Arg – Cis

(a) La **estructura primaria** es la secuencia de aminoácidos. La figura recoge parte de la estructura primaria de la rubisco, que incluye unos 4.800 aminoácidos.

Enlaces de hidrógeno

Lámina plegada β

Hélice α

(b) La **estructura secundaria** es el resultado de enlaces de hidrógeno entre átomos del esqueleto del polipéptido. La rubisco incluye hélices alfa (α) y láminas plegadas beta (β). Los grupos R no aparecen.

Subunidades pequeñas

Subunidades grandes

(c) La **estructura terciaria** resulta de las interacciones químicas entre los grupos R, como los puentes disulfuros. La gran subunidad de la rubisco se muestra como un modelo de cinta plana.

(d) La **estructura cuaternaria** comprende más de una cadena de polipéptidos. La rubisco incluye ocho polipéptidos grandes y ocho pequeños.

**Figura 7.7. Los cuatro niveles en la estructura de una proteína.**

La enzima vegetal rubisco es un ejemplo de una proteína con los cuatro niveles estructurales. La rubisco, que inicia la conversión del $CO_2$ en azúcar durante la fotosíntesis, es la enzima más abundante de la Tierra.




**Figura 7.8. Aminoácidos esenciales.**

Los vegetarianos deben comer hortalizas complementarias para asegurarse de que ingieren niveles suficientes de todos los aminoácidos. Por ejemplo, una combinación de maíz y alubias proporciona todos los aminoácidos esenciales necesarios para un adulto.

## Los ácidos nucleicos ADN y ARN, que codifican y expresan la información genética, son polímeros de nucleótidos

Los ácidos nucleicos, ADN (ácido desoxirribonucleico) y ARN (ácido ribonucleico), desempeñan un papel esencial en la codificación y expresión de la información genética. El ADN almacena la información hereditaria en el núcleo y en las mitocondrias y cloroplastos. El ARN participa en la decodificación de la información del ADN en las estructuras proteínicas.

Los ácidos nucleicos son polímeros compuestos por nucleótidos. Un **nucleótido** se divide en tres partes: base, azúcar y grupo fosfato (Figura 7.9). Una base es un compuesto que contiene nitrógeno y puede ser una estructura de anillo doble, denominada *purina*, o de anillo único, denominada *pirimidina*. Los tipos específicos de purina se conocen como adenina (A) y guanina (G), mientras

BIOTECNOLOGÍA

## Armas contra las malezas

Algunos herbicidas comerciales inhiben la síntesis de determinados aminoácidos, y de esta manera matan las malezas. Las malezas o malas hierbas pueden definirse como plantas que crecen sin problemas allí donde los seres humanos no desean que crezcan. Cualquiera que haya atendido alguna vez un jardín comprende esta definición. Las malezas compiten con los cultivos por la luz solar, los fertilizantes y el agua. Retirar mecánicamente las malezas de los campos de cultivo incrementa la producción, pero requiere tiempo y dinero. Para eliminar las malezas, pueden rociarse herbicidas en los campos si no se eliminan los cultivos al mismo tiempo. Por esta razón, las plantas de cultivo resistentes a herbicidas son potencialmente muy valiosas y útiles en la agricultura.

Algunos herbicidas específicos cuentan con diferentes mecanismos bioquímicos de acción. Algunos inhiben la fotosíntesis, mientras que otros dificultan la regulación hormonal del crecimiento. Roundup© es el nombre comercial de un herbicida que contiene glifosato. Este compuesto mata las plantas al inhibir la síntesis de los aminoácidos fenilalanina y triptófano. En concreto, el glifosato inhibe la acción de una enzima conocida como EPSP-sintetasa, que las plantas necesitan para fabricar estos aminoácidos. Aunque todavía queda mucho por investigar, las plantas resistentes a herbicidas podrían ser manipulados mediante ingeniería genética para añadirles copias adicionales del gen que codifica para la EPSP-sintetasa. La sobreproducción de la enzima permite que los vegetales puedan sobrevivir aun cuando la acción de la enzima se inhiba parcialmente. Las plantas resistentes a herbicidas también pueden manipularse para que contengan un gen bacteriano que no responda al glifosato, haciendo posible que el vegetal fabrique aminoácidos en presencia de este herbicida. Todavía se está experimentando con estos vegetales; no obstante, los científicos manejan la hipótesis de que cualquier residuo de Roundup© en cultivos resistentes al glifosato no sería nocivo para los humanos, puesto que el cuerpo humano no sintetiza fenilalanina ni triptófano, que empero se adquieren a través de la dieta.





Un cultivo resistente a herbicidas en un campo infestado de malezas, antes y después de la aplicación del herbicida.

que en las pirimidinas encontramos timina (T), citosina (C) y uracilo (U). El azúcar presente en los nucleótidos es ribosa (ARN) o desoxirribosa (ADN). Un grupo fosfato consiste en un átomo de fósforo que se une mediante enlaces covalentes a cuatro átomos de oxígeno. Aunque los nucleótidos pueden aparecer en otras partes de la célula, suelen encontrarse en el ADN y el ARN, así como de forma modificada en el ATP, que los organismos vivos utilizan como fuente de energía.

Todos los nucleótidos del ADN contienen el azúcar desoxirribosa y difieren únicamente en sus bases. Cada nucleótido de ADN incluye una de las siguientes cuatro bases: adenina, timina, citosina o guanina. La estructura del ADN es una **doble hélice** en la que dos hebras de nucleótidos se entrelazan y se unen entre sí mediante enlaces de hidrógeno entre las bases (Figura 7.10). La guanina siempre se une a la citosina mediante tres enlaces de hidrógeno, y la adenina siempre se une a la timina mediante dos enlaces de hidrógeno. De este modo la secuencia de base de una hebra puede predecirse a partir de la secuencia conocida de la otra hebra. Los nucleótidos de cada hebra individual se unen mediante enlaces covalentes entre el azúcar y el fosfato de nucleótidos adyacentes.

El ARN se distingue del ADN por varias razones. En primer lugar, los nucleótidos de ARN contienen el azúcar

(a) Nucleótidos

(b) Bases nitrogenadas

**Figura 7.9. Nucleótidos.**

El ADN y el ARN se componen de monómeros denominados nucleótidos. (a) Cada nucleótido consta de una base nitrogenada, un azúcar y un grupo fosfato. (b) Las bases nitrogenadas pueden ser estructuras de anillo único, denominadas pirimidinas, o de anillo doble, denominadas purinas. En el ADN las bases son adenina (A), guanina (G), timina (T) y citosina (C). En el ARN, el uracilo reemplaza a la timina, y la ribosa es el azúcar en lugar de la desoxirribosa.

ribosa en lugar de desoxirribosa. En segundo lugar, uno de los cuatro nucleótidos del ARN posee uracilo como base en lugar de timina. Por último, el ARN sólo tiene una hebra en vez de dos, aunque la única hebra a veces dibuja giros y se enlaza consigo misma.

## Los lípidos son componentes de la membrana, constituidos fundamentalmente por átomos de carbono e hidrógeno derivados de acetatos y de otras moléculas

La cuarta categoría principal de macromoléculas comprende los lípidos, un grupo de moléculas compuestas principalmente por átomos de carbono y de hidrógeno. A diferencia de los carbohidratos, proteínas y ácidos nucleicos, los lípidos no son polímeros simples. Por el contrario, son moléculas diferentes agrupadas en una misma categoría porque son, por lo general, **hidrófobas** (que tienen fobia al agua), lo que significa que no son solubles. Muchos lípidos son grandes moléculas formadas mediante síntesis por deshidratación y constan, fundamentalmente, de dos fragmentos modificados de acetato de dos carbonos unidos. Los lípidos más comunes son las grasas, fosfolípidos y esteroides.

Las grasas contienen glicerol, una molécula de tres carbonos derivada de azúcares, y cadenas de ácidos grasos, formadas a partir de acetato (Figura 7.11a). Los ácidos grasos son largas cadenas de carbonos e hidrógenos uni-

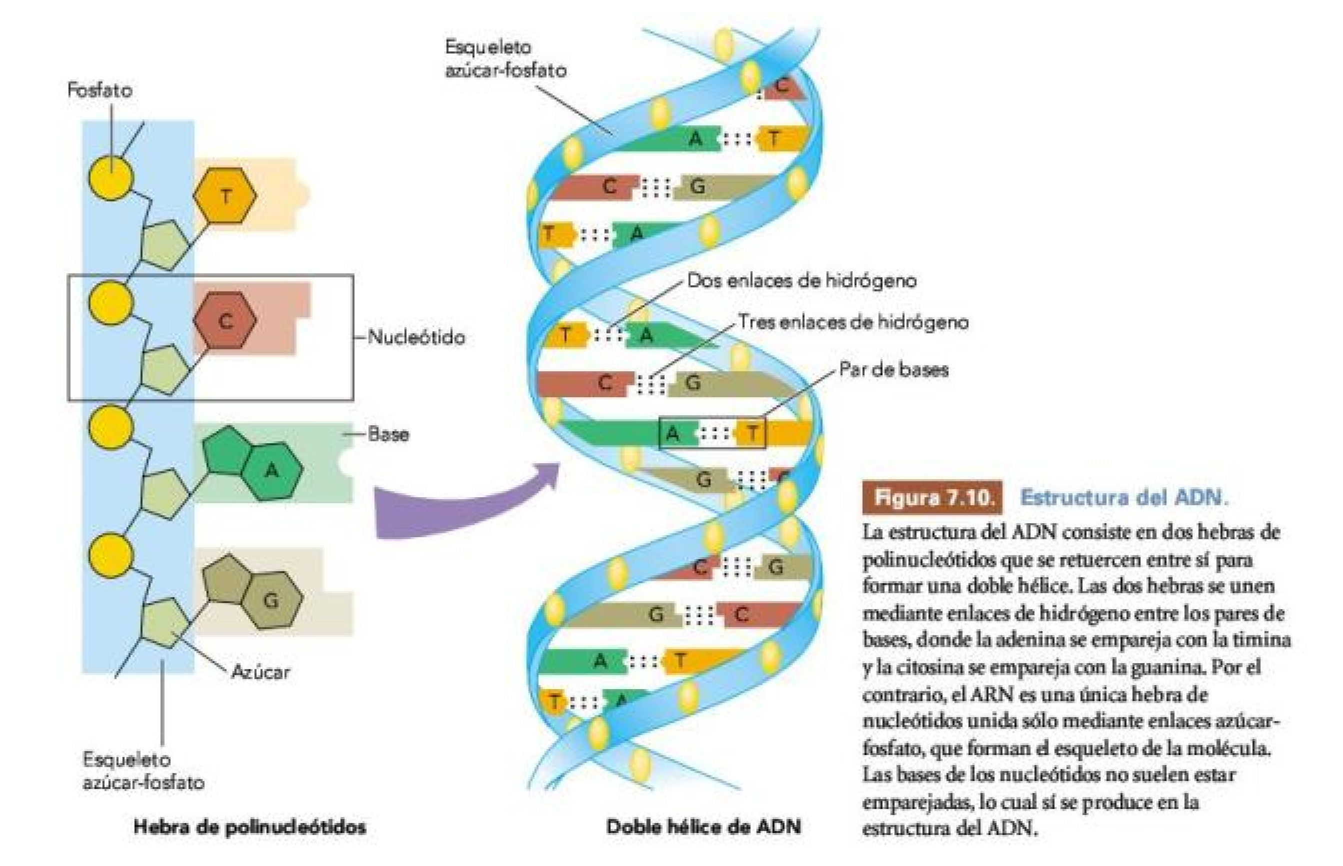



**Figura 7.10.** **Estructura del ADN.** La estructura del ADN consiste en dos hebras de polinucleótidos que se retuercen entre sí para formar una doble hélice. Las dos hebras se unen mediante enlaces de hidrógeno entre los pares de bases, donde la adenina se empareja con la timina y la citosina se empareja con la guanina. Por el contrario, el ARN es una única hebra de nucleótidos unida sólo mediante enlaces azúcar-fosfato, que forman el esqueleto de la molécula. Las bases de los nucleótidos no suelen estar emparejadas, lo cual sí se produce en la estructura del ADN.

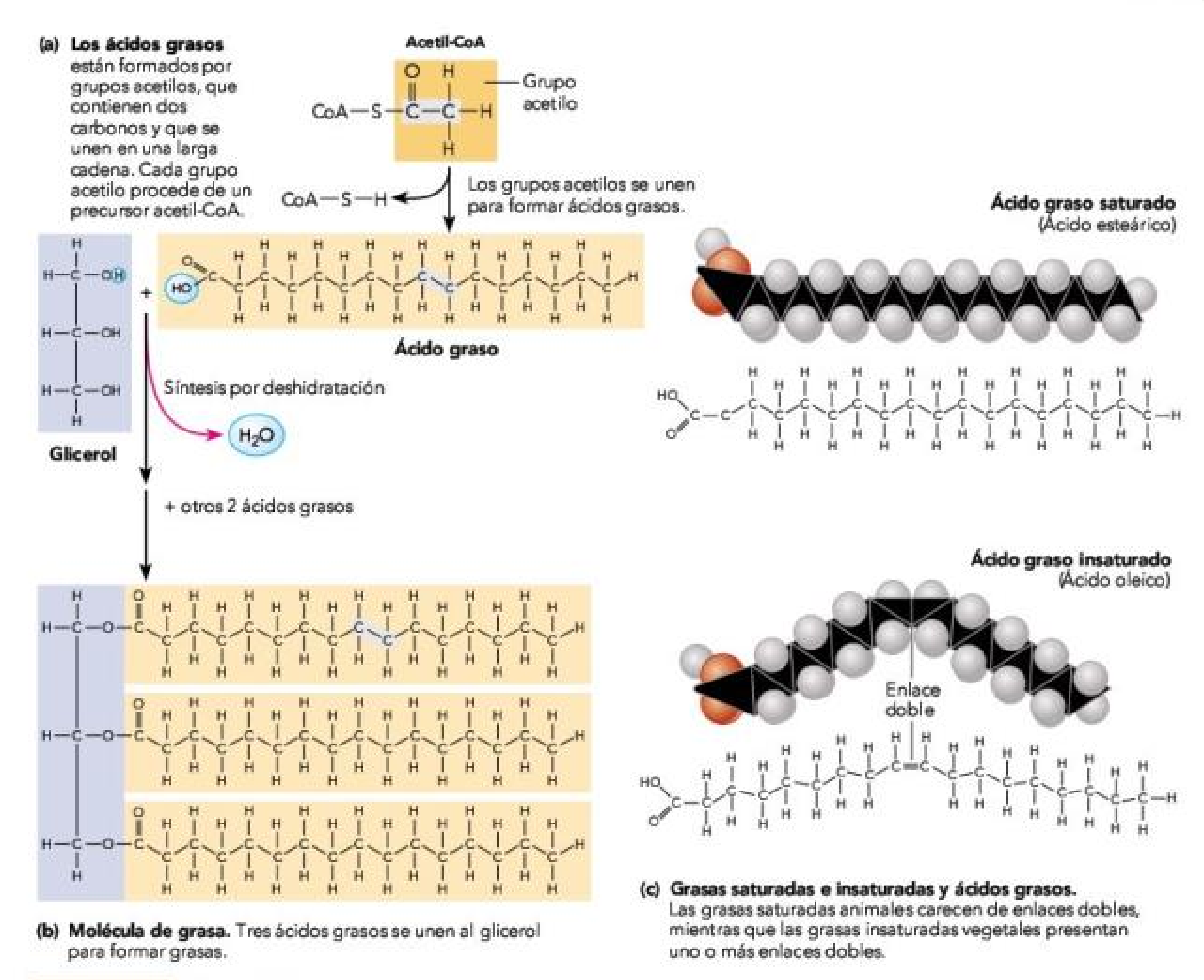
dos al glicerol mediante síntesis por deshidratación (Figura 7.11b). Los ácidos grasos y las grasas pueden ser saturados o insaturados (Figura 7.11c). En los ácidos grasos saturados, todos los carbonos se conectan mediante enlaces covalentes simples. En los ácidos grasos insaturados, se producen uno o más enlaces dobles entre los carbonos de una cadena.

Normalmente, las grasas animales son saturadas. Las grasas saturadas son sólidas a temperatura ambiente, como la mantequilla o la grasa del beicon. Las grasas vegetales suelen ser insaturadas, líquidas a temperatura ambiente, como el aceite de oliva o de maíz. Los aceites se pueden convertir en grasas saturadas añadiéndoles hidrógeno, un proceso conocido como hidrogenación. Son ejemplos de aceites vegetales hidrogenados la margarina y la mantequilla de cacahuete. Muchas semillas almacenan grasas o aceites insaturados, que proporcionan nutrientes a las semillas germinantes.

Las dietas ricas en grasas saturadas incrementan los depósitos o placas de grasa en el interior de los vasos sanguíneos, lo que provoca una disminución del flujo sanguíneo, menor elasticidad vascular y enfermedades cardiovasculares. Las grasas insaturadas no tienen este efecto, pero los científicos no saben a ciencia cierta las razones. Una hipótesis sostiene que las grasas insaturadas no causan enfermedades coronarias porque su consistencia sigue siendo aceitosa y no sólida a la temperatura corporal, lo que hace menos probable que aparezcan depósitos o placas. Las grasas animales, además de ser saturadas, poseen mayores niveles de colesterol que las grasas vegetales sólidas. Los científicos continúan investigando los efectos de las grasas vegetales hidrogenadas.

Al igual que las grasas, los fosfolípidos contienen glicerol, pero presentan sólo dos ácidos grasos en lugar de tres. También poseen una molécula de fosfato unida al tercer carbono del glicerol (Figura 7.12). Esta «cabeza» de fosfato es soluble o hidrófila («amante del agua»), mientras que las «colas» de ácidos grasos son hidrófobas. Los fosfolípidos son los principales constituyentes de muchas membranas, con las cabezas hidrófilas orientadas hacia el exterior de la mismas, donde pueden absorber agua (Figura 7.13).

Los esteroides son estructuralmente diferentes a otros lípidos y consisten en cuatro anillos de carbonos inter-




**(b) Molécula de grasa.** Tres ácidos grasos se unen al glicerol para formar grasas.

**(c) Grasas saturadas e insaturadas y ácidos grasos.** Las grasas saturadas animales carecen de enlaces dobles, mientras que las grasas insaturadas vegetales presentan uno o más enlaces dobles.

**Figura 7.11.** **Estructura básica de los lípidos.**

conectados, a los que se unen varios grupos laterales más pequeños. No cabe duda de que habremos oído hablar del esteroide colesterol, frecuente en las células animales, pero no un componente importante de las células vegetales, pues los vegetales son sólo una fuente mínima de colesterol en nuestras dietas. En los vegetales, los esteroides son la base estructural de los brasinoesteroides, un tipo de hormona vegetal recientemente descubierta e implicada en la división y elongación celulares, como veremos en el Capítulo 11. Las hormonas vegetales del crecimiento, denominadas *giberelinas*, están relacionadas estructuralmente con los esteroides. Los esteroides también sirven para estabilizar la estructura de las membranas vegetales.

## Los metabolitos secundarios, como los fenoles, alcaloides y terpenoides, suelen servir para proteger o fortalecer los vegetales

A diferencia de los carbohidratos, proteínas, ácidos nucleicos y lípidos, los metabolitos secundarios no son esenciales para el crecimiento y desarrollo básicos del vegetal, pero desempeñan un papel importante en la supervivencia de numerosos vegetales, especialmente al proporcionarles protección contra la actuación de herbívoros y contra las enfermedades. Existen tres categorías principales de metabolitos secundarios: fenoles, alcaloides y terpenoides.

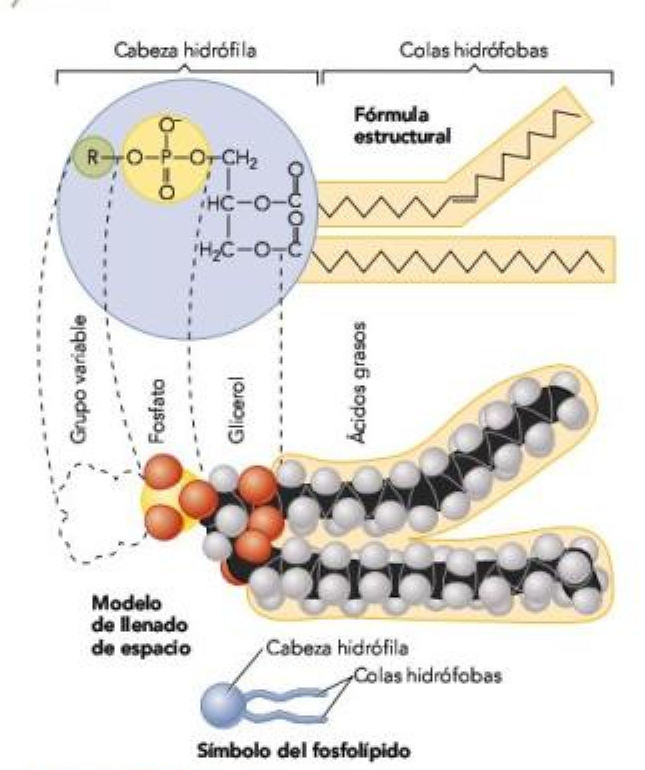



**Figura 7.12.** **Fosfolípidos.**

Los fosfolípidos poseen dos «colas» de ácidos grasos unidas al glicerol. El tercer enlace del glicerol se une a una «cabeza» de fosfato soluble en agua (hidrófila). Las pequeñas moléculas variables se unen entonces al fosfato.

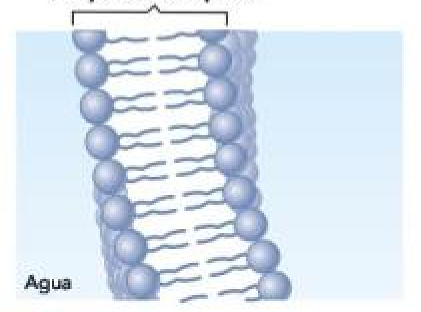



**Figura 7.13.** **Bicapas de fosfolípidos.**

Los fosfolípidos son los principales componentes moleculares de las membranas celulares, con las «cabezas» cargadas de fosfatos orientadas hacia fuera, donde pueden atraer el agua.

Los **fenoles**, formados fundamentalmente por los aminoácidos fenilalanina y tirosina, son un grupo de hidrocarbonos con numerosos y diferentes anillos, que carecen de nitrógeno en su estructura. En su mayoría, los fenoles fortalecen los vegetales o los protegen de diversas amenazas. En numerosos casos, se han vuelto lo suficientemente necesarios como para que los vegetales lleguen a producirlos en grandes cantidades. Aproximadamente el 40% del carbono que circula por la Biosfera lo hace en forma de compuestos fenólicos, que se encuentran con frecuencia en las paredes celulares y vacuolas de las células que los producen. Los principales tipos de fenoles son las ligninas, los flavonoides y los compuestos alelopáticos.

- Las ligninas son moléculas fenólicas complejas que fortalecen las paredes celulares y repelen los herbívoros (Figura 7.14a). Los árboles no podrían crecer en altura sin la presencia de ligninas en sus paredes celulares. Las ligninas son la segunda molécula orgánica específica más común después de la celulosa, pues constituyen el 30% del tejido vegetal. Su presencia en las paredes celulares ha sido descrita como «incrustante». En algunas células de las plantas leñosas, cuando comienza la síntesis de lignina, las células ya han iniciado las fases finales de muerte celular programada para convertirse en traqueidas o elementos del vaso. De hecho, la palabra *lignina* se deriva de *lignum*, el término latino para madera.
- Los flavonoides engloban miles de moléculas solubles en agua y son típicos de las frutas y hortalizas. Algunos disuaden a los herbívoros y previenen la descomposición bacteriana, como en el caso de los compuestos ácidos de color marrón conocidos como *taninos*, que pueden utilizarse para preservar las pieles. Muchos flavonoides, como el licopeno de los tomates y las prociañidinas de las manzanas, uvas y fresas, se utilizan en medicina como agentes antivirales y para contribuir al control y a la prevención del cáncer y de enfermedades cardiovasculares. También poseen otras funciones, como potenciadores del sabor o aromáticos, como en la pimienta negra, el clavo, el jengibre, la vainilla, la canela y el sirope de arce. Los flavonoides conocidos como *antocianinas* originan los colores rojo, azul y morado de algunas flores, que atraen a los insectos polinizadores y a otros organismos (Figura 7.14b).
- Los compuestos alelopáticos están formados por fenoles secretados por las raíces del vegetal o lixiviados de las hojas por la lluvia o la niebla. Inhiben a los vegetales vecinos y, en consecuencia, disminuyen la competencia por la luz y los minerales.

(a) Parte de la compleja estructura de la lignina.

Cianidina

(b) La cianidina, un flavonoide responsable del color de las rosas y otras flores.

**Figura 7.14.** Fenoles.

Los fenoles vegetales, derivados del aminoácido fenilalanina, proporcionan sostén estructural y pueden atraer o repeler a los insectos. (**a**) Las ligninas son moléculas que fortalecen las paredes celulares y repelen a los herbívoros y a los hongos. La compleja estructura, en forma de red de la lignina, impregna y cubre las paredes celulares para hacer que la madera sea dura y resistente. (**b**) Los flavonoides cuentan con diversas funciones, incluida la de repeler a los herbívoros y, como en el caso de la cianidina, atraer a los polinizadores.

Los **alcaloides**, formados por algunos aminoácidos, tienen como función primaria proteger a los vegetales contra los herbívoros. Son compuestos en forma de anillos, de los cuales al menos uno contiene nitrógeno. Poseen una estructura muy variable, compuesta fundamentalmente por los aminoácidos triptófano, tirosina, fenilalanina, lisina y arginina. Existen más de 12.000 tipos de alcaloides conocidos, producidos por el 20% de las plantas con flores. Disuaden a los insectos herbívoros y suelen afectar al sistema neurológico de los animales. Numerosos alcaloides son muy útiles en medicina por sus efectos neurológicos y en la división celular. La cafeína, heroína, quinina, nicotina, vinblastina, efedrina y cocaína son alcaloides.

Los **terpenoides**, también conocidos como terpenos, protegen a los vegetales de herbívoros y de enfermedades (Figura 7.15a). Tres acetatos se combinan para formar una subunidad de isopreno de cinco carbonos, más una molécula de dióxido de carbono. Las subunidades de isopreno se ligan entonces entre sí para constituir las distintas clases de terpenoides, que pueden comprender 10, 15, 20, 30 o (en el caso del látex) miles de carbonos. Entre los

3 CoA—S—C(=O)—CH₃ → HO—C—C—C(=CH₂)—CH₃ + $CO_2$ + 3 CoA—SH

Acetil-CoA

Subunidades de isopreno de 5 carbonos

Terpenoides con 5, 10, 15, 20, 30 o más carbonos

(a)

(b) Ácido abiético

**Figura 7.15.** Terpenoides o terpenos.

(**a**) Los vegetales producen terpenoides, también conocidos como *terpenos*, al unir subunidades de isopreno de cinco carbonos. Las subunidades de isopreno forman tres acetatos mediante una serie de reacciones. Los acetatos inician la reacción ligados a una gran molécula denominada coenzima A (coA). Por cada unión de tres acetatos, se pierde un dióxido de carbono. Los terpenoides suelen repeler los insectos. (**b**) Un terpenoide común es el ácido abiético, una resina de las Coníferas que sella las heridas y que se fosiliza como ámbar.

terpenoides encontramos el pelitre (un insecticida aislado por primera vez a partir de una especie de crisantemo); numerosos aceites esenciales como el mentol; las resinas adhesivas producidas por los pinos y otros árboles afines (Figura 7.15b) y el látex. Los terpenoides ahuyentan a los insectos, aves, mamíferos y otros herbívoros gracias a su sabor amargo, su toxicidad o su pegajosidad. Físicamente, las resinas y el látex pegajosos y venenosos bloquean las heridas de los vegetales, previniendo de esta manera las infecciones. La gran cantidad de terpenoides producidos por los vegetales es la causante de una parte substancial de la neblina azul que se observa sobre las montañas, colinas y campos cuando el clima es cálido. Su función no está muy clara, pero puede que representen una especie de protección interna del vegetal contra temperaturas elevadas.

### Repaso de la sección

1. **Nombra y define las tres categorías de carbohidratos. Describe la diferencia estructural entre el almidón y la celulosa.**
2. **Nombra y describe los cuatro niveles de estructura proteínica.**
3. **¿Cómo el ADN y el ARN difieren en su estructura?**
4. **¿Cuál es la diferencia estructural entre una grasa y un fosfolípido?**
5. **¿Cómo protegen y fortalecen los metabolitos secundarios a las plantas?**

## Energía y reacciones químicas

La **energía** es la capacidad de realizar un trabajo. La energía en sí es invisible, pero podemos observar sus efectos en la materia. La energía mueve la materia, cambia su forma y provoca reacciones químicas, como en el movimiento de los cromosomas en la mitosis o en el crecimiento de la raíz a través del suelo. Esta sección nos proporcionará una visión general de la labor de la energía en las reacciones químicas.

### La energía puede almacenarse y puede mover o cambiar la materia

La energía existe de dos formas generales: como energía potencial y como energía cinética. La **energía potencial** es energía almacenada. Por ejemplo, una batería cargada contiene energía potencial. La **energía cinética** es la energía exhibida mediante el movimiento, por ejemplo, cuando una pila impulsa un juguete. Cualquiera de ambas energías puede transformarse en la otra, pero nunca se pierde (Figura 7.16). Un «snowboarder» en lo alto de una colina posee energía potencial que se transforma en cinética cuando realiza el descenso. La energía cinética es necesaria entonces para volver a la cima de la montaña, momento en el que se restablece un estado de elevada energía potencial. En los ejemplos del juguete y del «snowboarder», la energía cinética aparece como calor o como movimiento, los cuales pueden interactuar de diversas maneras con la materia del entorno.

La transformación de energía, conocida como Termodinámica, se rige por dos leyes básicas. De acuerdo con la **Primera Ley de la Termodinámica**, la energía puede aprovecharse y transformarse, pero no puede crearse ni destruirse. Según la **Segunda Ley de la Termodinámica**, cada transformación de energía aumenta el desorden de materia en el Universo. Como se refleja en los ejemplos del juguete impulsado por la pila y el «snowboarder», existen diferentes fuentes de energía. Por ejemplo, la energía eléctrica de una batería es una fuente de energía potencial. En esta sección estudiaremos, *grosso modo*, cómo

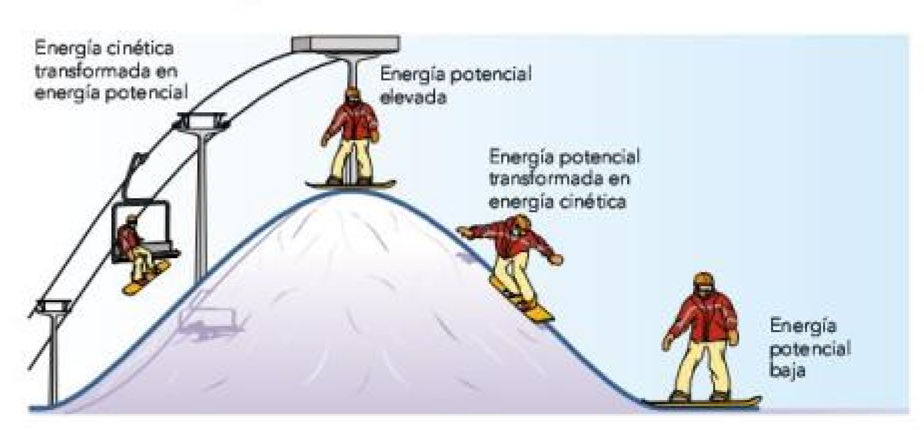



**Figura 7.16. Energía cinética y potencial.** A medida que el «snowboarder» desciende por la ladera, la energía potencial se transforma en energía cinética, liberada en forma de movimiento y en forma de calor. A medida que el «snowboarder» vuelve a subir a la cima de la montaña, la energía cinética proporcionada por el telesilla se transforma en energía potencial.

producen y utilizan las células vegetales otro tipo de energía potencial denominada *energía química*.

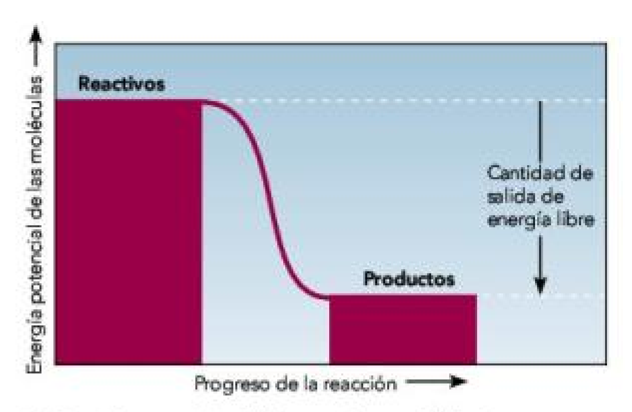
La energía potencial almacenada en la materia puede medirse en calorías (cal) o, más frecuentemente, en kilocalorías (Cal o Kcal = 1.000 cal). En ocasiones, las calorías con *c* minúscula se denominan calorías pequeñas, y las calorías con *C* mayúscula se denominan calorías grandes. Una caloría pequeña representa la cantidad de calor necesaria para elevar la temperatura de un centímetro cúbico de agua en un grado Celsius (centígrado). Cuando hablamos de las calorías en los alimentos, por ejemplo, una chocolatina de 300 calorías, nos referimos a calorías grandes o kilocalorías. La energía contenida en los alimentos y en las moléculas se determina quemándolas literalmente en un aparatos denominado *calorímetro*, y midiendo la cantidad de calor que generan.

## Las reacciones químicas implican una entrada o salida neta de energía libre

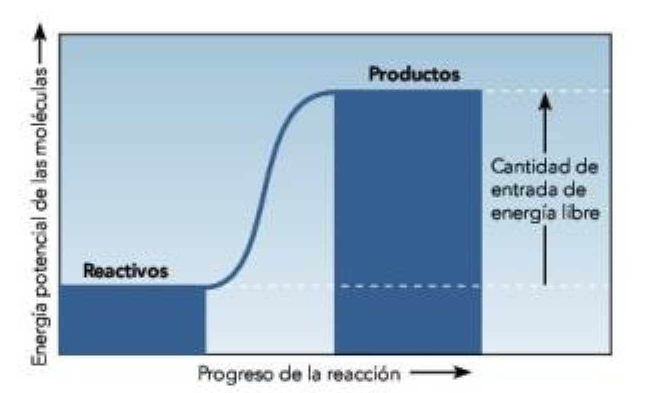
Las reacciones químicas se pueden clasificar según experimenten una salida neta o entrada neta de energía libre, que es la cantidad de energía disponible para realizar un trabajo. Si una reacción química emite energía libre hacia el exterior, se dice que es una reacción **exergónica** («energía hacia fuera») (Figura 7.17a). En las reacciones exergónicas, la energía potencial de los productos es menor a la de los reactivos, puesto que se ha producido una salida neta de energía libre. Si una reacción química precisa una entrada neta de energía libre, se dice que es una reacción **endergónica** («energía hacia dentro») (Figura 7.17b). En las reacciones endergónicas, la energía potencial de los productos es mayor que la de los reactivos, puesto que se ha producido una entrada neta de energía libre. Cualquier reacción química, ya sea exergónica o endergónica, requiere una entrada inicial de energía, conocida como **energía de activación**, antes de producirse.

En las reacciones químicas, se deben tener en cuenta dos tipos diferentes de energía: la energía que se expresa como calor y la energía necesaria para mantener el orden. Si una reacción libera energía en forma de calor, el cambio en el calor es negativo. Es decir, el sistema de la reacción pierde calor que emite al medio que la rodea. Si una reacción toma energía en forma de calor, el cambio en el calor es positivo. En otras palabras, el sistema reactivo gana calor del entorno.

El grado de desorden en un fragmento de materia se conoce como **entropía**. Un grado mayor de desorden significa una entropía mayor. Por ejemplo, la entropía de un tronco en descomposición es mayor que la de un árbol vivo. Los organismos vivos gastan gran cantidad de energía para mantener un sistema molecular muy ordenado con baja entropía. Para la mayoría de los organismos, incluidos los vegetales y animales, la energía para mantener este orden procede en última instancia del sol a través de la fotosíntesis, un proceso que en conjunto es considerablemente endergónico. Cuando los organismos mueren, la entropía de sus componentes moleculares aumenta acentuadamente de manera instantánea a medida que se descomponen.




(a) Reacción exergónica (salida neta de energía libre)




(b) Reacción endergónica (entrada neta de energía libre)

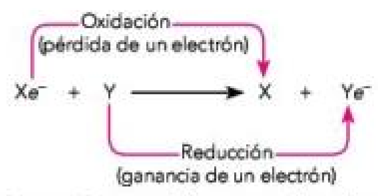
**Figura 7.17.** **Reacciones exergónicas y endergónicas.**
(a) En una reacción exergónica («energía hacia fuera»), se produce una salida neta de energía libre, pues la energía potencial de los productos es menor que la de los reactivos. (b) En una reacción endergónica («energía hacia dentro»), se produce una entrada neta de energía libre, pues la energía potencial de los productos es mayor que la de los reactivos.

## Las reacciones redox liberan energía como resultado del movimiento de electrones entre átomos o moléculas

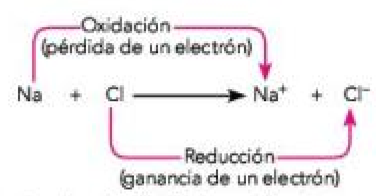
Los enlaces químicos de las moléculas que unen átomos contienen energía potencial. Cuando los enlaces químicos se rompen o se forman mediante reacciones, la energía puede liberarse o absorberse. La **oxidación** implica una pérdida total o parcial de uno o más electrones, mientras que la **reducción** implica una ganancia total o parcial de uno o más electrones (se denomina *reducción* porque la cantidad de carga positiva se reduce) (Figura 7.18). En los organismos vivos, la oxidación y la reducción se emparejan en reacciones de oxidación-reducción, conocidas como **reacciones redox**. En una reacción redox, un átomo o molécula pierde electrones (oxidación), que se añaden a otro átomo o molécula (reducción), o se alejan del núcleo de un átomo (oxidación parcial), y se acercan al núcleo de otro (reducción parcial). El movimiento de uno o varios electrones de un átomo o molécula hacia otro u otra libera energía. Esta situación podría compararse con un meteorito que, al ser atraído hacia la Tierra por la fuerza de la gravedad, libera energía.

Las reacciones redox liberan energía cuando los electrones se acercan a determinados núcleos. Tal movimiento de electrones se produce cuando los electrones de un enlace covalente se mueven hacia uno de los átomos del enlace, a la vez que se alejan de otro. Por ejemplo, un átomo de carbono se une a otro, como en el caso de los azúcares. Un enlace carbono-carbono es simétrico porque los electrones que lo forman se suelen situar equidistantes a cada átomo. Si los mismos carbonos se unen a oxígenos, como en el caso del $CO_2$, los electrones generalmente pasan más tiempo cerca del oxígeno. En este caso, los enlaces son asimétricos y se libera energía.

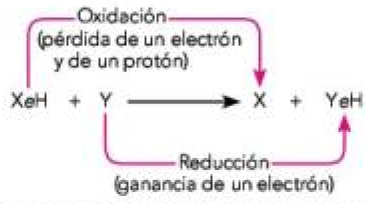
Para comprender por qué la conversión de un enlace simétrico en un asimétrico libera energía, utilicemos la analogía de un satélite en órbita que después cae hacia la



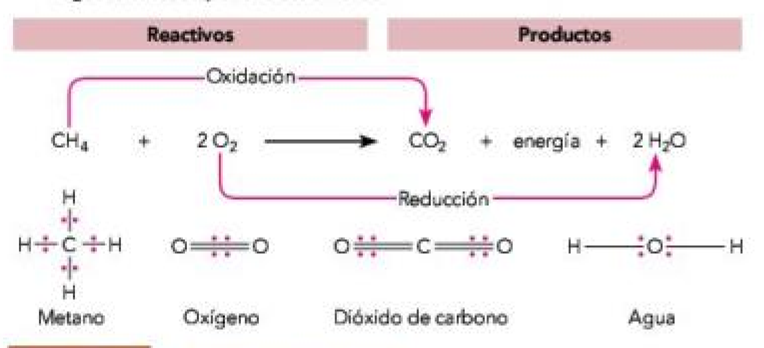

**(a)** Ésta es la ecuación general de una reacción redox para las sustancias X e Y, donde se refleja la pérdida de un electrón en la sustancia X y la ganancia de un electrón en la sustancia Y.




**(b)** En este ejemplo, el sodio (Na) se oxida, mientras que el cloro (Cl) se reduce. El Na es el donante de electrones, también conocido como agente reductor, y el Cl es el receptor de electrones, también llamado agente oxidante.




**(c)** En ocasiones, se atrae un protón ($H^+$), y se neutraliza la carga negativa causada por el electrón extra.




**(d)** La oxidación puede implicar tanto la pérdida de un electrón como su alejamiento del núcleo. Algunos átomos atraen electrones con más fuerza que otros. En este ejemplo, los átomos de hidrógeno y carbono comparten de forma más o menos equitativa los electrones en los enlaces carbono-hidrógeno del metano ($CH_4$). En una molécula de oxígeno ($O_2$), los dos átomos de oxígeno comparten equitativamente los electrones. No obstante, en el caso de las moléculas de dióxido de carbono ($CO_2$) y del agua ($H_2O$), los átomos de oxígeno son electrófilos (amantes de los electrones) y, por tanto, atraen más fuertemente los electrones que los átomos de hidrógeno o carbono. En consecuencia, el oxígeno se reduce parcialmente, mientras que el carbono y el hidrógeno se oxidan parcialmente.

**Figura 7.18. Oxidación y reducción.**
La oxidación implica una pérdida de electrones, mientras que la reducción implica una ganancia. Las reacciones de oxidación y reducción se producen al mismo tiempo en lo que se conoce como *reacciones redox*. Cada pérdida de electrones de un átomo o molécula debe estar combinada con una ganancia de electrones por parte de otro átomo o molécula.

Tierra. Existe una liberación cinética de energía en forma de calor y de luz, y quizás en forma de fuerza física si los pedazos impactan contra el suelo. Cuanto más cerca esté el satélite de la Tierra, más energía libera. De igual forma, los electrones describen órbitas, en cierto sentido, alrededor de los núcleos. Los protones cargados positivamente de determinados núcleos atraen los electrones cargados negativamente, lo que se traduce en una liberación de energía a medida que éstos se acercan al núcleo. En los próximos dos capítulos, veremos cómo las reacciones redox participan en los procesos de la fotosíntesis y la respiración.

## El enlace del grupo fosfato terminal del ATP libera energía cuando se rompe

Como vimos en el Capítulo 2, la principal fuente de energía en una célula es el ATP (adenosín trifosfato). El ATP consta de tres partes: adenina (base), ribosa (azúcar) y tres fosfatos (Figura 7.19). En el Capítulo 9 veremos cómo se sintetiza el ATP. En este apartado nos centraremos en la liberación de energía mediante la ruptura del ATP.

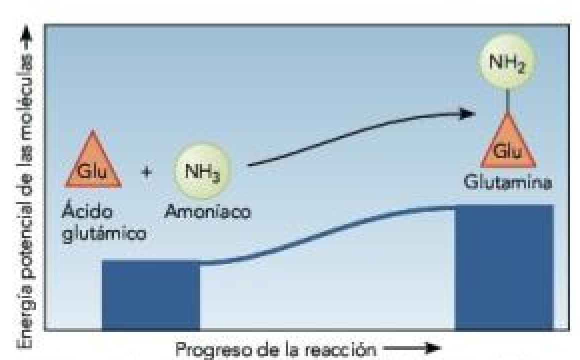
Los dos enlaces covalentes entre fosfatos en el ATP unen oxígeno y fósforo. Al romper estos enlaces, se libera la energía que se utilizó para realizarlos. Por ejemplo, cuando se elimina el fosfato terminal, el ATP se convierte en ADP (adenosín difosfato) más $P_i$ (fosfato inorgánico), y se libera energía. La cantidad real de energía liberada depende de la concentración de reactivos y productos, así como de la de otros iones.

Con frecuencia, el ATP proporciona energía de activación a las reacciones endergónicas y exergónicas. Para que se produzca una reacción endergónica en una célula, se debe emparejar con una reacción exergónica, un proceso conocido como **acoplamiento energético** (Figura 7.20).

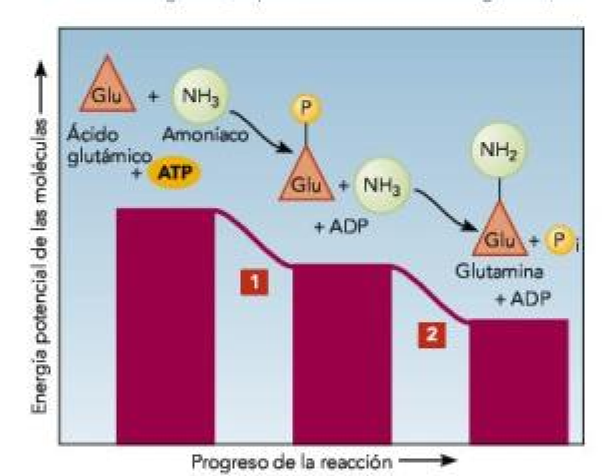
Grupos fosfatos — Adenina — Ribosa — Adenosín trifosfato (ATP) — Hidrólisis — Energía + $P_i$ + P—P—O—$CH_2$ — Adenosín difosfato (ADP)

El ATP (adenosín trifosfato) consta de tres partes: adenina (base nitrogenada), ribosa (azúcar) y tres fosfatos. El ATP puede romperse en ADP y un grupo fosfato, liberando energía.

**Figura 7.19.** Estructura y ruptura del ATP.




Reacción endergónica (requiere una entrada de energía libre)




Reacciones pareadas: proceso exergónico general

**Figura 7.20.** Acoplamiento energético.

Para que se produzca una reacción endergónica en una célula, dicha reacción debe aparearse con una reacción exergónica, un proceso conocido como acoplamiento energético. La conversión de ácido glutámico en glutamina es endergónica, como se observa en el gráfico superior. Si el cambio de ácido glutámico a glutamina se empareja con la ruptura exergónica de ATP en ADP, el proceso total es exergónico (gráfico inferior). La reacción se produce en dos etapas. (1) En primer lugar, la ruptura de ATP añade un grupo fosfato al ácido glutámico. Al añadirle un enlace de fosfato rico en energía, el ácido glutámico se satura. (2) El amoníaco sustituye al grupo fosfato, y se libera energía durante la formación de la glutamina.

En otras palabras, la energía producida por una reacción exergónica se utiliza para impulsar la reacción endergónica. El ATP suele participar en las reacciones convirtiéndose en ADP más $P_i$ y añadiendo luego el fosfato a un reactivo de la reacción endergónica. La transferencia de un fosfato a otra molécula se conoce como **fosforilación**. La eliminación de un fosfato del reactivo endergónico libera energía, la cual impulsa la reacción endergónica.

El ATP impulsa tres tipos de trabajo en las células: químico, de transporte y mecánico. El trabajo químico implica el suministro de energía de activación para las reacciones y para impulsar las reacciones endergónicas. El trabajo de transporte mueve las moléculas a través de las membranas. El trabajo mecánico implica el movimiento de células y de partes de las mismas.

La ruptura del ATP libera energía por diversas razones. Primeramente, la energía se libera porque el fosfato eliminado del ATP o ADP puede asumir un número de estructuras diferentes, de las que, no disponía en su totalidad antes de la hidrólisis. En otras palabras, la entropía aumenta. Además, la energía se libera cuando el ADP y el fosfato se repelen entre sí, pues ambos están rodeados de cargas negativas. Por último, se libera energía porque en los enlaces fosfato-oxígeno-fosfato, el fosfato y el oxígeno comparten electrones de forma equitativa, mientras que en los enlaces fosfato-oxígeno-hidrógeno, los electrones del hidrógeno se desplazan hacia el fosfato.

Para comprender cómo la formación del ATP almacena energía que se libera en la ruptura del mismo, establezcamos una relación ejemplificada con las hebillas plásticas de una mochila. En este caso, insertamos una pieza plástica dentro de la otra y utilizamos energía para empujar hasta que las dos partes de la hebilla se cierran con un clic. Cuando soltamos la hebilla con nuestros dedos, ambas partes se separan, liberando energía. En el caso de las moléculas, el ADP y el $P_i$ son las dos partes de la hebilla. Es necesario aportar energía para unirlas, venciendo la repulsión de los electrones que rodean cada molécula, hasta que encajan mediante enlaces covalentes. Cuando el ATP se rompe en ADP más $P_i$, se libera la energía.

## En los organismos vivos, NADH, NADPH Y $FADH_2$ son los transportadores universales de electrones ricos en energía

Un gran número de importantes reacciones en las células necesitan tanto electrones energizados como energía para proseguir. NADH, NADPH y $FADH_2$ son portadores de electrones que proporcionan ambos elementos. El NADH se forma mediante la adición de 2 electrones y 1 protón ($H^+$) al $NAD^+$ (Figura 7.21). El NADPH se forma al añadir 2 electrones y 1 protón al $NADP^+$. El $FADH_2$ se forma al añadir dos electrones y 2 protones al FAD.

El NADH, NADPH y $FADH_2$ proporcionan electrones ricos en energía a las reacciones enzimáticas por toda la célula. Por ejemplo, en la ruptura de la glucosa en las células, se liberan electrones antes de que la síntesis de ATP utilice la energía. El NADH, NADPH y $FADH_2$ transportan estos electrones a los sitios donde se fabrica ATP. En este sentido, la energía de la glucosa se almacena finalmente en el ATP. Este proceso se estudiará con más detalle en los Capítulos 8 y 9.

$NAD^+$ (oxidado) $+ 2e^- + H^+$ ⇄ (Reducción / Oxidación) NADH (reducido)

**Figura 7.21.** NADH. Las células utilizan compuestos como el NADH para transportar electrones ricos en energía, que se donan a las reacciones enzimáticas que los necesitan. El $NAD^+$ se combina con 2 electrones y 1 protón ($H^+$) para formar el NADH. El $NADP^+$ se combina de manera similar para producir el NADPH.

## Repaso de la sección

1. **¿Cuál es la diferencia entre energía cinética y energía potencial?**
2. **¿Cuáles son la Primera Ley y la Segunda Ley de la Termodinámica?**
3. **¿Por qué es necesario que se produzcan tanto reacciones exergónicas como endergónicas en las células vivas?**
4. **¿Qué diferencia hay entre oxidación y reducción?**
5. **Describe los tres tipos de trabajo que el ATP impulsa en las células.**

# Reacciones químicas y enzimas

Las células vivas son fábricas bioquímicas que producen las moléculas y estructuras mayores que otorgan forma a la célula y le permiten funcionar. Continuaremos nuestro estudio de la Bioquímica vegetal al observar las enzimas que facilitan las reacciones químicas en las células vivas.

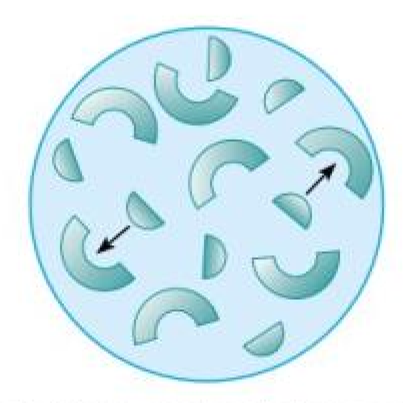
## La teoría de la colisión explica la formación de productos mediante reacciones en gases o líquidos

Las numerosas y diferentes moléculas que conforman una célula viva participan en múltiples reacciones químicas, que tienen como fin cubrir las necesidades estructurales y fisiológicas de la célula. De este modo, la comprensión de cómo se producen estas reacciones nos proporciona un conocimiento básico del funcionamiento de las células vivas.

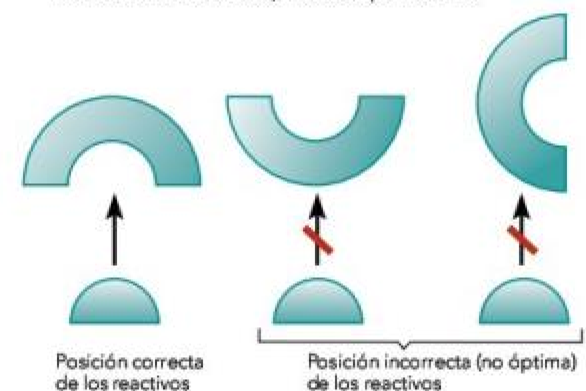
Pongamos como ejemplo una típica reacción química: $A + B \rightarrow C$. En los gases y líquidos, la teoría de la colisión describe acertadamente las interacciones y reacciones de las moléculas, como A y B. Las moléculas poseen masa, *m*, y se mueven con una velocidad, *v*. La velocidad de las moléculas y su energía cinética aumentan con la temperatura. A medida que las moléculas A y B se mueven con mayor rapidez, sus interacciones cada vez más energéticas aumentan la probabilidad de las interacciones que provocarán la formación de enlaces covalentes resultantes en el producto C.

Con las temperaturas habituales, muchas reacciones bioquímicas necesarias en las células vivas se producen demasiado lentamente como para mantener un metabolismo normal. El calor incrementa el ritmo de las reacciones descritas por la teoría de la colisión. Aunque puede resultar provechoso en un laboratorio de química, el calor no es una vía útil para el incremento del ritmo de las reacciones en los organismos vivos. En primer lugar, las elevadas temperaturas dañan las complejas moléculas orgánicas. En segundo lugar, mientras que posiblemente los vegetales podrían producir suficiente calor para incrementar el ritmo de las reacciones de manera sustancial, semejante producción requeriría un gasto de energía metabólica considerable.

La forma o configuración de los electrones de las moléculas hace que determinadas colisiones sean más probables que otras (Figura 7.22a). La rapidez de la colisión es también un factor, pues cuanto más rápido se mueven las moléculas, más colisiones se producen. No obstante, si las moléculas están correctamente orientadas, su rapidez puede ser significativamente menor y puede todavía producirse con éxito una reacción (Figura 7.22b). Es aquí donde las enzimas entran en juego.



**(a)** En una solución o en un gas, las moléculas se mueven aleatoriamente. Algunas colisiones puden dar lugar a una reacción entre moléculas, mientras que otras no.




**(b)** Los reactivos deben ubicarse correctamente para que se produzca una reacción. Si los reactivos se ubican correctamente, la energía necesaria para que se produzca una reacción es mínima. Elevar la temperatura aumenta el ritmo de reacciones, pues se incrementan la frecuencia y la intensidad de las colisiones.

**Figura 7.22. Teoría de la colisión.**

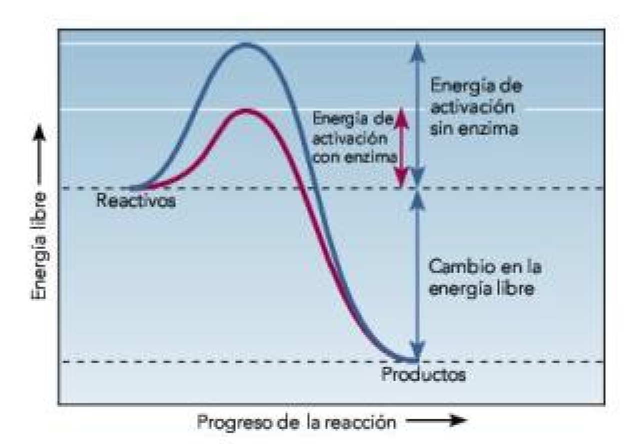
## Las enzimas ubican los reactivos, permitiendo que se produzcan reacciones con una energía de activación o un incremento de temperatura mínimos

La enzima es la «Celestina» de la Química. Recordemos a Calixto y a Melibea, que se enamoraron al encontrarse en el marco oportuno: el huerto. La figura de la Celestina actuó para facilitar el proceso de unir a las dos personas bajo unas condiciones propicias. De igual manera, los participantes de una reacción química, conocidos como **reactivos**, pueden encontrarse de la manera oportuna para producir una reacción química. La enzima facilita el proceso al unir a los reactivos bajo las condiciones adecuadas para que se produzca una reacción.

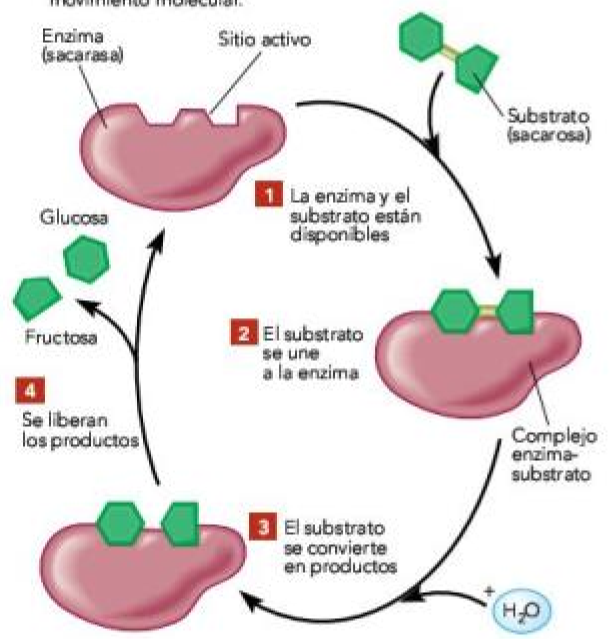
En términos químicos, decimos que las enzimas disminuyen la energía de activación de los reactivos (Figura 7.23a). Cuando dos reactivos se acercan, los electrones del reactivo A y los del reactivo B comienzan a repelerse. La energía de activación es la cantidad de energía necesaria para superar esta tendencia inicial de los reactivos a repelerse entre sí. Al ubicar correctamente los reactivos, las enzimas reducen la energía de activación necesaria con el propósito de iniciar la reacción. La reacción en sí misma puede implicar la ruptura o formación de enlaces.

Una enzima es un **catalizador**, una sustancia que incrementa el ritmo de una reacción química sin verse afectada por ella (Figura 7.23b). Un reactivo estimulado por una enzima es el **substrato** de la misma. La estructura terciaria de cada enzima presenta proyecciones, crestas, surcos y cavidades. Esta forma proporciona un sitio de enlace, conocido como **sitio activo**, para el enlace del substrato (S) y la enzima (E), que da lugar a un **complejo enzima-substrato** (ES). El producto o productos (P) se forman mediante reacción química y luego se separan de la enzima. Por ejemplo, la enzima sacarasa rompe el substrato sacarosa en los productos glucosa y fructosa. Cada sitio de unión ubica un substrato de forma que puedan romperse o formarse enlaces covalentes, convirtiendo así el substrato en productos. Una vez los productos se separan de la enzima, ésta es libre para participar de nuevo en la reacción. El curso de una reacción catalizada por una enzima puede resumirse de la siguiente manera:

$$E + S \rightarrow \text{Complejo ES} \rightarrow E + P$$




**(a)** Al ubicar correctamente los reactivos, las enzimas disminuyen la energía de activación, haciendo posible que las reacciones se produzcan sin depender principalmente del calor o rapidez del movimiento molecular.




**(b)** Los reactivos parecen pequeñas piezas de un puzle, mientras que las enzimas parecen grandes piezas. Este diagrama muestra cómo la enzima sacarasa rompe la sacarosa en glucosa y fructosa mediante hidrólisis. El substrato y la enzima se unen para formar un complejo enzima-substrato que se rompe en las dos moléculas producto: glucosa y fructosa. La enzima es entonces libre para unirse a otro substrato, y el proceso se repite.

**Figura 7.23.** **Las enzimas proveen sitios de unión para los reactivos.**

Una de las funciones importantes de las enzimas en las células vivas es la de proveer sitios de unión, de manera que las reacciones endergónicas y exergónicas puedan emparejarse. Las enzimas trabajan notablemente rápido, a menudo llevando a cabo miles o incluso millones de reacciones en pocos segundos. Cada molécula de substrato puede unirse al sitio activo en un milisegundo o menos, antes de que el producto deba irse y haya entrado la nueva

molécula de substrato. Puesto que las enzimas, substratos y productos poseen dimensiones microscópicas, las distancias en las que se desplazan son de unos pocos nanómetros. Además, el citoesqueleto suele depositar moléculas, mediante las vesículas de transporte, en lugares donde las enzimas actuarán sobre ellas. Un tipo concreto de enzima puede procesar entre miles y miles de millones de moléculas durante el tiempo de «vida» de una sola célula.

El enlace de un substrato y una enzima es un fenómeno complejo, que puede producirse de varias maneras. No sólo se trata de que la forma del substrato encaje en el sitio de unión de la enzima, sino que además varios tipos de enlaces han de estabilizar la interacción. Estos enlaces comprenden enlaces covalentes, iónicos e interacciones hidrófobas. Su función es la de facilitar la unión en el sitio activo, y pueden también iniciar el flujo de electrones en la dirección requerida para que se produzca la reacción. En ocasiones, la enzima y el substrato o substratos encajan como las piezas de un puzle (Figura 7.24a). La unión de un substrato o substratos puede también variar la forma de una enzima, generalmente de forma superficial, potenciando así la unión y el ritmo de la consiguiente reacción química. La unión que altera la forma del sitio activo se denomina **ajuste inducido** (Figura 7.24b). Por ejemplo, después de que la enzima hexokinasa cambia su forma tras la unión de una glucosa, un fosfato puede también unirse para formar glucosa-fosfato, el producto.

Los nombres de las enzimas, que generalmente terminan en -asa, suelen estar relacionados con la función de la enzima. Al principio del capítulo vimos la estructura de la enzima vegetal rubisco. Dicho nombre es una abreviación de *ribu*losa-1, 5-*bis*fosfato *c*arboxilasa/ *o*xigenasa. El nombre completo refleja el hecho de que la rubisco puede añadir dióxido de carbono u oxígeno a un compuesto. Una enzima que cataliza una reducción es una *reductasa*, y una enzima que sintetiza un compuesto es una *sintasa*. Por ejemplo, la enzima que fabrica ATP a partir del ADP y del fosfato inorgánico se conoce como *ATP sintasa*.

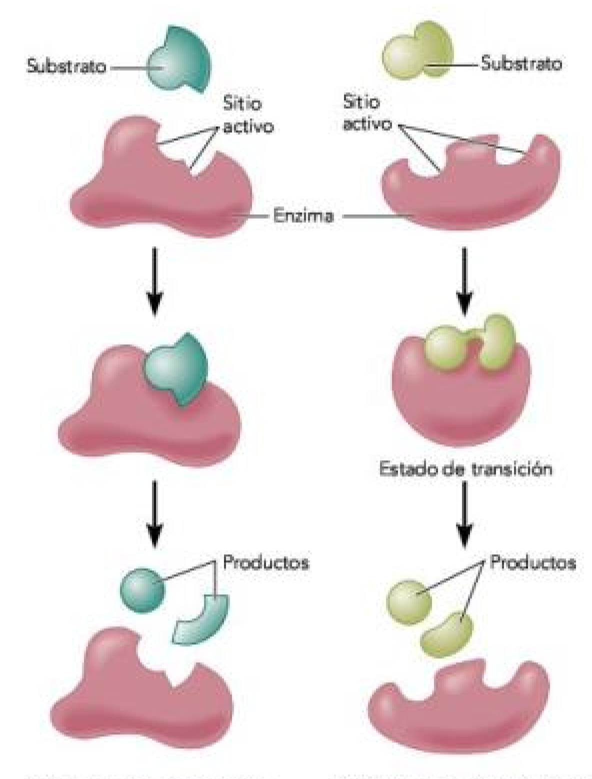



**Figura 7.24.** **Dos modelos de interacción enzima-substrato.**

(a) El modelo llave y cerradura muestra substratos unidos con enzimas como piezas de un puzle. (b) En ocasiones, en el modelo de ajuste inducido, las enzimas y sus substratos pueden modificar su forma durante la unión.

## Los cofactores, como las coenzimas, interaccionan con las enzimas para ayudar a que se produzcan las reacciones

Algunas moléculas pequeñas no proteínicas, conocidas como **cofactores**, se unen a las enzimas o substratos y ayudan en las reacciones, al proporcionar energía, suministrar electrones o protones, o facilitar la reacción de cualquier otro modo. Los cofactores pueden ser iones minerales inorgánicos, como el magnesio ($Mg^{++}$) y el calcio ($Ca^{++}$), o componentes orgánicos como las vitaminas. Los cofactores que son compuestos orgánicos no proteínicos se conocen como **coenzimas**. Algunos cofactores se unen temporalmente a una enzima o substrato, mientras que otros lo hacen de forma permanente. Además, algunos pueden utilizarse repetidamente en reacciones catalizadas por enzimas, pero otros deben volver a sintetizarse parcialmente antes de reaccionar otra vez, como en el caso del ATP.

Un gran número de las pequeñas moléculas que asociamos con los organismos vivos actúan como cofactores. Son ejemplos las hormonas; vitaminas; iones cargados positivamente (cationes); iones cargados negativamente (aniones); ATP; transportadores de electrones ricos en energía, como el NADH y NADPH, y muchas moléculas comunes, como los azúcares, aminoácidos, ácidos nucleicos y acetato. La unión de dichas moléculas con enzimas

o reactivos facilita el flujo de electrones necesario para completar la reacción o, incluso, para proveer los electrones o la energía necesarios en la reacción (*véase* el cuadro *Las plantas y las personas* en la página siguiente).

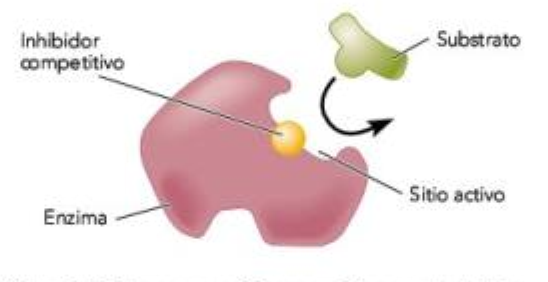
## La inhibición competitiva o no competitiva puede ralentizar o detener las reacciones y rutas enzimáticas

Los inhibidores competitivos se acoplan al sitio activo de tal manera que bloquean la unión del substrato, e impiden que se produzca la reacción catalizada (Figura 7.25a). Entre el substrato y las moléculas inhibidoras surge una competencia, por lo que la inhibición competitiva a menudo puede vencerse con un incremento de la concentración del substrato. Los inhibidores no competitivos (Figura 7.25b) se unen a la enzima en un lugar distinto al sitio activo o se acoplan a éste de forma permanente. Con frecuencia, modifican la forma de la enzima y así el substrato no puede volver a unirse a ella de manera efectiva o, de hecho, de ninguna manera. El incremento de la concentración de substrato no es suficiente para enfrentarse al efecto de un inhibidor no competitivo.

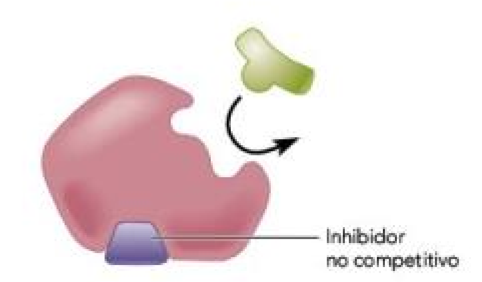
El inhibidor del producto final (retroinhibición) (Figura 7.25c) surge cuando el producto de una serie de reacciones enzimáticas inhibe una de las enzimas responsables de la formación del producto. Mediante este mecanismo, los organismos se aseguran de que no se dé un exceso de productos. La inhibición del producto final puede ser competitiva o no competitiva, pero en la mayoría de los casos es competitiva.

## Las reacciones enzimáticas están interconectadas mediante rutas metabólicas

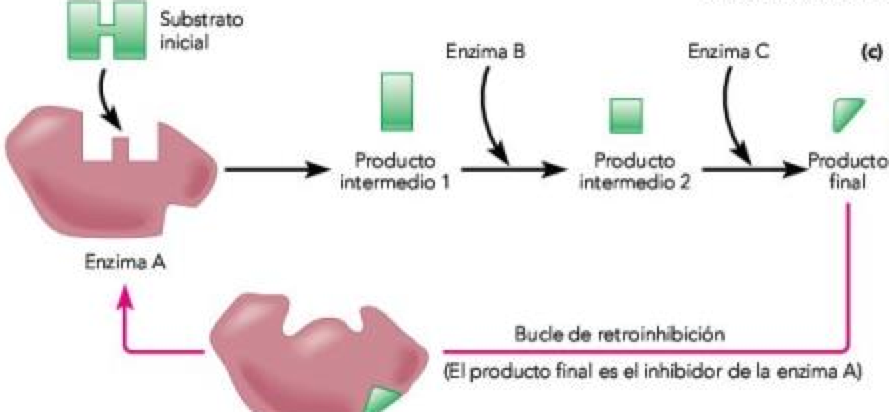
Las reacciones catalizadas por enzimas, que son entre 25.000 y 50.000, se interconectan mediante diversas rutas metabólicas. Por ejemplo, como veremos en los Capítulos 8 y 9, las reacciones de la fotosíntesis y la respiración se agrupan en reacciones conjuntas que dan lugar a determinados




**(a)** Los inhibidores competitivos compiten con el substrato y bloquean el sitio activo de la enzima. Con un incremento de la concentración de substrato, éste puede superar la competitividad del inhibidor y todavía puede producirse la reacción.




**(b)** Los inhibidores no competitivos son los inhibidores más efectivos. Se acoplan a otro sitio que no es el sitio activo. Al unirse de esta manera, cambian la forma de la enzima, de manera que la reacción es menos susceptible de producirse, o puede que, de hecho, no se produzca reacción.




**(c)** La retroinhibición se produce cuando el producto final de una serie de reacciones inhibe la enzima al principio de las mismas, evitando de esta forma el exceso de producto final.

**Figura 7.25.** Inhibidores enzimáticos.



LAS PLANTAS Y LAS PERSONAS

## No olvides tomar tus cofactores cada día

Los humanos necesitan, al menos, 13 vitaminas esenciales y, quizás, hasta 60 minerales. Estas vitaminas, y minerales suelen actuar como cofactores al ayudar en las reacciones enzimáticas. Los vegetales producen estas vitaminas y toman los minerales del suelo. Los humanos los obtienen, directa o indirectamente, de los vegetales o de suplementos nutricionales como los comprimidos de vitaminas o minerales. Los suplementos minerales proceden del suelo, en ocasiones del agua del mar o de otros organismos, como en el caso del calcio que se extrae de las conchas. Las vitaminas proceden de otros organismos vivos, como las bacterias o los vegetales, o son producidas sintéticamente. Puesto que las enzimas utilizan estos compuestos una y otra vez, éstos son necesarios en pequeñas cantidades. Con todo, su presencia es fundamental. Una deficiencia de vitaminas y minerales esenciales puede tener resultados devastadores (*véase* la tabla inferior).

En el pasado, muchos marineros fallecían de escorbuto, a consecuencia de una deficiencia de vitamina C. Una vez identificada la causa del mismo, los barcos británicos cargaban suplementos de zumo de lima para los marineros. Este zumo resultó útil, porque aportaba vitamina C y no se estropeaba sin refrigeración.

Tendemos a creer que tales deficiencias son básicamente de interés histórico. No obstante, los suelos de cultivo en Estados Unidos y en todo el mundo se han visto en ocasiones mermados de minerales escasos porque la mayoría de los programas de fertilización no los reemplazan. En consecuencia, los humanos modernos también experimentan algún riesgo de desarrollar deficiencias minerales.

La deficiencia de selenio, habitual en los suelos y, por consiguiente, en las dietas, se asocia con un creciente riesgo de determinados tipos de cáncer. Algunos estudios del Instituto Nacional del Cáncer de Estados Unidos (*US National Cancer Institute*) revelaron que el aumento de selenio en la dieta de personas con deficiencia de este mineral producía una disminución muy significativa de los niveles de cáncer de estómago, de pulmón, colorrectal y de próstata, pero no en el nivel de cáncer de piel. Mientras que algunos suelos en el mundo presentan una deficiencia de selenio que provoca problemas de salud en los humanos, otros suelos que poseen un exceso de selenio pueden dar lugar a un envenenamiento.

La deficiencia de cobre en los suelos puede dar lugar a un corazón débil y, como resultado de la ruptura de la aorta, a la muerte. El cobre es un cofactor necesario para algunas enzimas importantes implicadas en la síntesis del colágeno y otras moléculas que fortalecen las paredes de venas y arterias. La relación entre una dieta pobre en cobre y un aumento de las muertes a causa de aneurismas aórticas fue confirmada por veterinarios en animales hace bastantes años, cuando no se aportaba el nivel adecuado de cobre en los alimentos para animales. Ya que algunos animales, como las aves de corral, se alimentan únicamente de piensos elaborados, deben aportarse suplementos con las cantidades adecuadas de vitaminas y minerales esenciales.

Los vegetales necesitan un número de oligominerales, pero fabrican sus propias vitaminas. Los humanos necesitan algunos minerales que los vegetales no necesitan. A medida que los suelos de cultivos se vean más mermados de minerales esenciales, las enfermedades por deficiencias de minerales se conocerán y se estudiarán mejor, y los suplementos minerales se convertirán en una parte fundamental de la dieta humana.

### Algunas deficiencias vitamínicas en el ser humano

| Deficiencia | Síntomas/ Enfermedad | Tratamiento preventivo y suplementos vitamínicos |
|---|---|---|
| Vitamina A | La xeroftalmia es la causa principal de ceguera infantil en la mayoría de países en desarrollo. Es más frecuente en el sur y este de Asia, donde el arroz refinado, desprovisto de caroteno, es el alimento básico | Dieta rica en verduras y frutas amarillas |
| Vitamina C | El escorbuto se caracteriza por manifestaciones hemorrágicas y malformaciones óseas y dentales. Era una afección típica entre los marineros que hacían largos viajes por el mar | Dieta rica en frutas y hortalizas frescas |
| Vitamina D | La osteomalacia es la enfermedad del adulto deficiente en vitamina D, y se caracteriza por un ablandamiento óseo, que da lugar a deformaciones. El raquitismo es la manifestación infantil, que deriva en una malformación ósea y en la consiguiente deformación | Baños de sol dentro de los niveles convenientes o dieta de alimentos ricos en vitamina D, como la leche |
| Vitamina K | Incapacidad de la sangre para coagular; hemorragias mortales | Dieta rica en fruta y hortalizas frescas |

*(continúa)*

**Algunas deficiencias vitamínicas en el ser humano (continuación)**

| Deficiencia | Síntomas/ Enfermedad | Tratamiento preventivo y suplementos vitamínicos |
|---|---|---|
| Vitamina B12 (Cobalamina) | La anemia perniciosa es una enfermedad mortal que afecta a los ancianos, originada por un nivel bajo de hematíes | Como cura específica, consumo de hígado crudo en grandes cantidades; consumo de carnes en general |
| Vitamina B1 (Tiamina) | El beriberi es una enfermedad potencialmente mortal que puede derivar en problemas neurológicos e insuficiencia cardiaca | Evitar el arroz refinado (arroz sin pericarpo, testa y embrión) como elemento principal de la dieta |
| Nicotinamida | La pelagra es una enfermedad caracterizada por problemas cutáneos, diarrea, y deterioro mental | La nicotinamida se crea a partir del aminoácido triptófano. Las dietas ricas en maíz suelen causar deficiencias de este nutriente. |

productos. Los grupos de reacciones enzimáticas pueden ser lineales o circulares, y pueden asimismo tener ramificaciones por los que determinados compuestos pueden incorporarse a la ruta o abandonarla. Las reacciones lineales pueden generar productos que sirven como retroinhibidores, y las rutas circulares siempre regeneran el compuesto inicial.

## Repaso de la sección

1. **Explica cómo las enzimas facilitan las reacciones.**
2. **Describe la función de los cofactores.**
3. **¿Qué es un inhibidor competitivo y un inhibidor no competitivo?**

# RESUMEN

## Componentes moleculares de un organismo vivo

La mayoría de moléculas de gran tamaño son polímeros, moléculas largas formadas por subunidades repetitivas denominadas *monómeros*. Los monómeros se unen a los polímeros mediante síntesis por deshidratación. La hidrólisis separa los monómeros de los polímeros. Los carbohidratos, proteínas, ácidos nucleicos y lípidos son metabolitos primarios que se encuentran en todas las células vegetales. Los metabolitos secundarios no se encuentran en todas las células vegetales.

**Los carbohidratos, que proporcionan y almacenan energía, y funcionan como bloques de construcción estructural, contienen azúcares y polímeros de azúcar (págs. 173-176)**

Los carbohidratos comprenden los monosacáridos, disacáridos y polímeros. Los azúcares se unen mediante síntesis por deshidratación. Algunos carbohidratos importantes en los vegetales son el almidón, utilizado para la reserva de energía, y la celulosa, componente principal de las paredes celulares vegetales.

**Las proteínas, que catalizan las reacciones y funcionan como ladrillos estructurales, son polímeros de aminoácidos (págs. 176-179)**

Los aminoácidos poseen la misma estructura básica, con un grupo R variable. En los organismos vivos, existen 20 tipos de aminoácidos que se unen mediante enlaces peptídicos para formar proteínas.

**Los ácidos nucleicos ADN y ARN, que codifican y expresan la información genética, son polímeros de nucleótidos (págs. 179-181)**

Los nucleótidos, compuestos por bases, azúcar y fosfatos, funcionan como bloques de construcción para el ADN y ARN, como hormonas y como fuentes de energía. El ADN consiste en dos hebras de nucleótidos. La molécula de ATP, que contiene energía, es un nucleótido modificado.

**Los lípidos son componentes de la membrana, constituidos fundamentalmente por átomos de carbono e hidrógeno derivados de acetatos y de otras moléculas (págs. 181-183)**

Los lípidos comprenden las grasas, fosfolípidos, esteroides y terpenoides. Las grasas están formadas por cadenas de ácidos grasos que se derivan de acetato y se unen al glicerol. Los fosfolípidos contienen glicerol, dos cadenas de ácidos grasos y una molécula de fosfato. Son los principales componentes moleculares de las membranas. Los esteroides son compuestos con muchos anillos presentes en las membranas, que pueden actuar como hormonas vegetales.

**Los metabolitos secundarios, como los fenoles, alcaloides y terpenoides, suelen servir para proteger o fortalecer los vegetales (págs. 183-186)**

Los tipos fundamentales de fenoles son las ligninas, los flavonoides y los compuestos alelopáticos. Los alcaloides, formados a partir de aminoácidos, y los terpenoides, constituidos por subunidades de isopreno, suelen repeler a los herbívoros.

## Energía y reacciones químicas

**La energía puede almacenarse y puede mover o cambiar la materia (págs. 186-187)**
La energía potencial es energía almacenada, mientras que la energía cinética es energía relacionada con el movimiento. La Primera Ley de la Termodinámica sostiene que la energía puede aprovecharse o transformarse, pero no puede crearse ni destruirse. La Segunda Ley de la Termodinámica sostiene que toda transferencia de energía aumenta la entropía (desorden) de la materia en el Universo.

**Las reacciones químicas implican una entrada o salida neta de energía libre (pág. 187)**
Las reacciones exergónicas producen una salida neta de energía, mientras que las endergónicas producen una entrada neta. Ambas precisan una energía de activación. En las reacciones químicas, la energía puede expresarse en forma de calor o de entropía, la medida del desorden en la materia.

**Las reacciones redox liberan energía como resultado del movimiento de electrones entre átomos o moléculas (págs. 188-189)**
En las reacciones químicas, la oxidación y la reducción se emparejan en reacciones redox, de manera que un componente molecular se oxida, mientras que el otro se reduce.

**El enlace del grupo fosfato terminal del ATP libera energía cuando se rompe (págs. 189-190)**
El ATP es utilizado universalmente por los organismos vivos para proporcionar energía a las reacciones. Los enlaces covalentes que unen fosfatos en el ATP necesitan una cantidad considerable de energía para formarse. El ATP provee energía de activación para las reacciones endergónica y exergónica, necesarias en las células vivas.

**En los organismos vivos, NADH, NADPH Y $FADH_2$ son los transportadores universales de electrones ricos en energía (pág. 190)**
NADH, NADPH y $FADH_2$ son moléculas que transportan los electrones ricos en energía, y los donan a las reacciones catalizadas por enzimas, que precisan energía y electrones.

## Reacciones químicas y enzimas

**La teoría de la colisión explica la formación de productos mediante reacciones en gases o líquidos (pág. 191)**
De acuerdo con la teoría de la colisión, las moléculas que pueden interactuar para formar enlaces covalentes lo hacen si pueden colisionar con la suficiente energía. La velocidad y energía de las colisiones aumenta con el incremento de la temperatura. En los organismos vivos, muchas reacciones necesarias se producirían de forma muy lenta con las temperaturas existentes.

**Las enzimas ubican los reactivos, permitiendo que se produzcan reacciones con una energía de activación o un incremento de temperatura mínimos (págs. 192-193)**
Los reactivos y las enzimas forman un complejo enzima-substrato, que se rompe en la enzima y los productos. Los cofactores interactúan con las enzimas, alterando las reacciones que éstas catalizan. La inhibición competitiva y la no competitiva pueden detener la acción enzimática al bloquear o alterar la forma tridimensional del sitio activo.

**Los cofactores, como las coenzimas, interaccionan con las enzimas para ayudar a que se produzcan las reacciones (págs. 193-194)**
Algunos cofactores comunes son las vitaminas, las hormonas, los iones y el ATP. Las coenzimas son cofactores orgánicos.

**La inhibición competitiva o no competitiva puede ralentizar o detener las reacciones y rutas enzimáticas (pág. 194)**
Tanto la inhibición competitiva como la no competitiva pueden ralentizar o detener la acción enzimática al bloquear el sitio activo o alterar su forma.

**Las reacciones enzimáticas están interconectadas mediante rutas metabólicas (págs. 194-196)**
Las rutas enzimáticas pueden ser lineales o circulares, y pueden asimismo presentar ramificaciones donde determinados compuestos se incorporan a la ruta o la abandonan.

## Cuestiones de repaso

1. Describe la estructura general de los carbohidratos.
2. Describe las diferencias estructurales entre el almidón y la celulosa.
3. Describe los cuatro niveles de la estructura proteínica.
4. ¿Qué diferencia hay entre metabolitos primarios y secundarios? ¿Cuáles son algunas de las funciones de los metabolitos secundarios?
5. ¿Por qué es importante la estructura terciaria de una enzima en relación con las reacciones catalizadas por ésta?
6. ¿Qué diferencia hay entre energía cinética y energía potencial?
7. ¿En qué se diferencian las reacciones endergónicas y las exergónicas?
8. ¿Qué son las reacciones redox?
9. ¿Cuál es la fuente de ATP, y cómo proporciona éste la energía?
10. ¿Por qué son importantes los transportadores de electrones, como el NADH, en las reacciones químicas?
11. ¿Por qué las enzimas son esenciales para el metabolismo celular?
12. Explica el funcionamiento de las enzimas.
13. ¿Qué son los cofactores, y por qué las personas los ingieren en forma de comprimidos?
14. Describe cómo puede la inhibición ralentizar o detener la acción enzimática.

## Cuestiones para reflexionar y debatir

1. ¿Cómo podrían los ingenieros genéticos producir vegetales con las cantidades adecuadas de todos los aminoácidos esenciales?
2. ¿Por qué crees que la entropía del Universo está aumentando gradualmente?
3. Si no se necesitara energía de activación para que se produjera una reacción, ¿qué efecto tendría esto en las células?
4. Los científicos opinan que el movimiento, el sistema nervioso, el cerebro y la capacidad de aprendizaje se desarrollaron porque los animales se desplazan para conseguir los alimentos. ¿Cuál podría ser la naturaleza y características de un vegetal que se pudiera mover como un animal?
5. Utiliza el símbolo del fosfolípido expuesto en este capítulo para dibujar diagramas que muestren cómo la presencia de una mezcla de fosfolípidos, algunos con ácidos grasos saturados y otros con ácidos grasos insaturados, evita la compactación de los fosfolípidos, que se produce en las membranas que sólo contienen fosfolípidos con ácidos grasos saturados. (Recuerda que es esta ausencia de compactación la que hace que las grasas vegetales, que contienen una proporción significativa de ácidos grasos insaturados, sean líquidas a temperatura ambiente, mientras que las grasas animales, que contienen principalmente ácidos grasos saturados que pueden compactarse sólidamente, son sólidas a esta temperatura.)

## Conexión evolutiva

En términos bioquímicos, una diferencia importante entre los animales y los vegetales es que los vegetales producen un mayor abanico de metabolitos secundarios que los animales. Algunas clases de estos metabolitos se han incluido en este capítulo. Sugiere razones por las que esta capacidad biosintética posee un valor adaptativo para los vegetales, mientras que, aparentemente, para los animales no.

## Para saber más


Gilbert, F. Hiram, ed. *Basic Concepts in Biochemistry: A Student's Survival Guide*. New York: McGraw-Hill Professional, 1999. Este libro pone de relieve el dominio de conceptos fundamentales a través de un lenguaje simple, no jergal, y mediante el uso de algoritmos, reglas mnemotécnicas y ejemplos clínicos.

Buchanan, B. Bob, Wilhelm Gruissem y L. Russell Jones. *Biochemistry and Molecular Biology of Plants*. New York: John Wiley & Sons, 2002. Este libro es actual, bastante técnico y lo tiene todo.

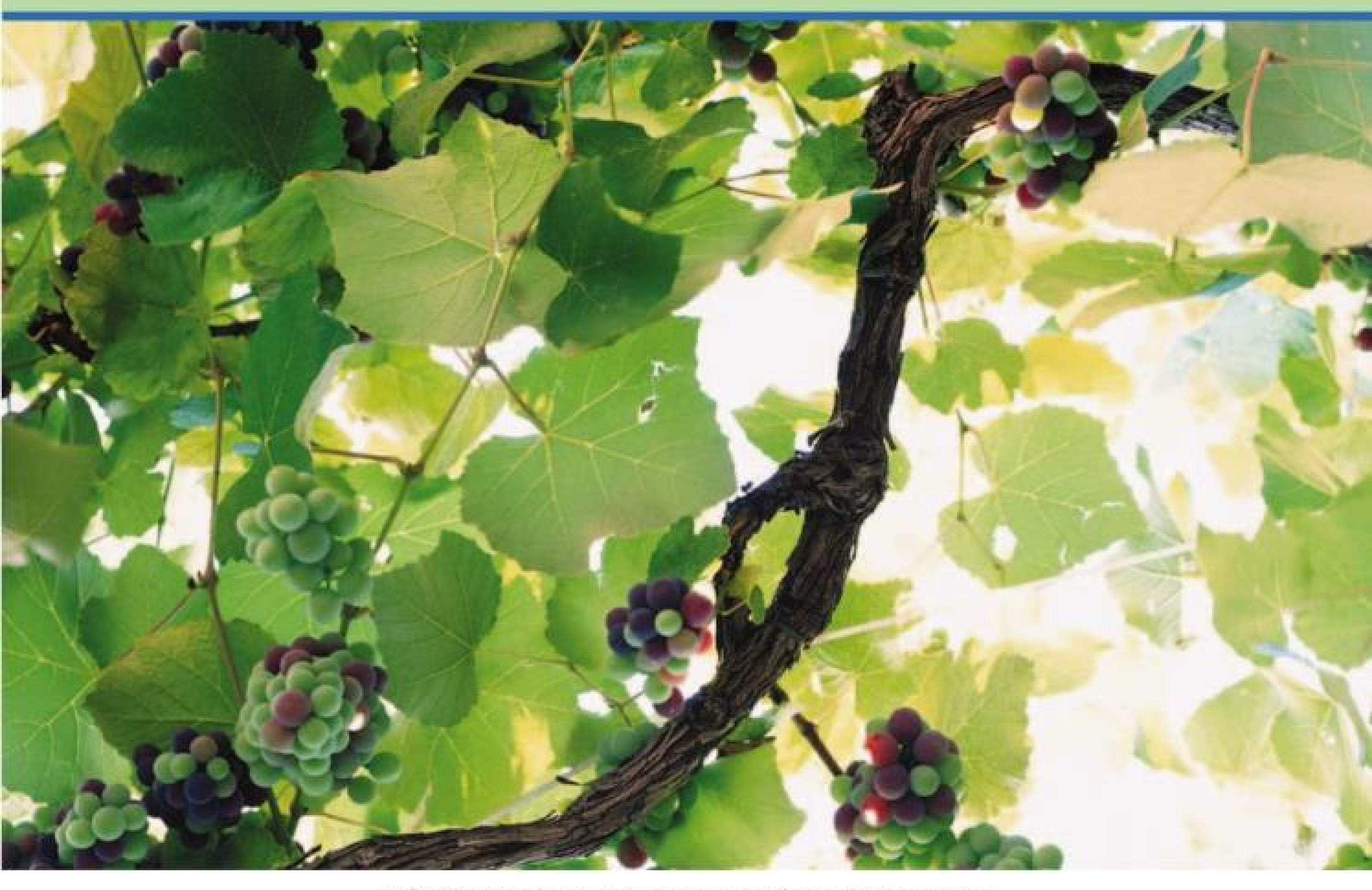
Edelson, Edward. *Francis Crick & James Watson and the Building Blocks of Life (Oxford Portraits in Science)*. New York: Oxford University Press, 2000. Esta intrigante biografía de Watson y Crack explora la estructura del ADN, la molécula que porta nuestros genes y lo determina todo, desde el color de nuestros ojos hasta la forma de nuestras uñas.

Watson, D. James, y Lawrence Bragg. *The Double Helix: A Personal Account of the Discovery of the Structure of DNA*. New York: Touchstone Books, 1991. Este libro recoge tanto los aspectos científicos como los personales del descubrimiento.

Watson, D. James. *Genes, Girls, and Gamow: After the Double Helix*. New York: Alfred A. Knopf, 2002. La historia del descubrimiento de la doble hélice continúa.

# 8

# Fotosíntesis



La fotosíntesis emplea energía luminosa para producir moléculas orgánicas.

## Introducción a la fotosíntesis

La fotosíntesis produce alimentos, bloques de construcción moleculares y $O_2$, sustentando así la práctica totalidad de la vida sobre la Tierra

La fotosíntesis utiliza energía luminosa para convertir $CO_2$ y $H_2O$ en azúcares

Los procesos de fotosíntesis y respiración son interdependientes

## La conversión de energía solar en energía química se produce mediante reacciones luminosas

La clorofila es la molécula principal para la absorción de luz durante la fotosíntesis

La energía luminosa promueve la fotosíntesis en zonas denominadas fotosistemas

Las reacciones luminosas producen $O_2$, ATP y NADPH

En las reacciones luminosas, el ATP se sintetiza utilizando energía de la ósmosis química

## La conversión del $CO_2$ en azúcares se produce a través del ciclo de Calvin

El ciclo de Calvin utiliza el ATP y NADPH de las reacciones luminosas para obtener fosfatos de azúcar a partir de $CO_2$

El ciclo de Calvin es relativamente ineficaz en la conversión de $CO_2$ en azúcares

La enzima rubisco funciona también como una oxigenasa, lo cual da lugar a la fotorrespiración

La ruta $C_4$ limita la pérdida de carbono provocada por la fotorrespiración

Las plantas CAM almacenan $CO_2$ en un ácido $C_4$ durante la noche para utilizarlo durante el día en el ciclo de Calvin

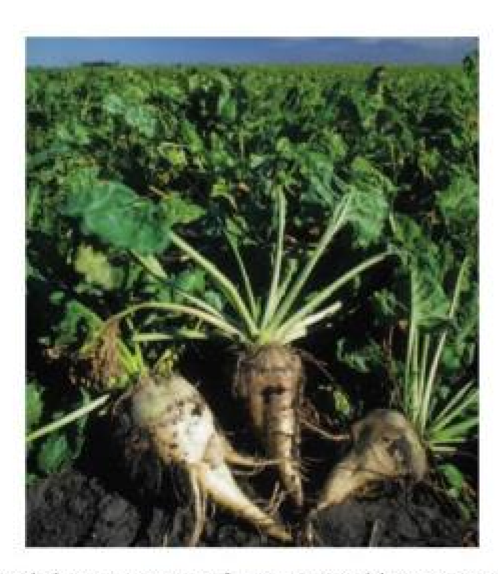
La caña de azúcar es una planta perenne, tropical, que puede alcanzar hasta 5 metros de altura. Durante milenios se ha cultivado en los continentes asiático y americano como fuente de azúcar. Ya en el año 510 a. C., el rey persa Darío I reparó en esta planta, que crecía en las riberas del río Indo. Más tarde, Alejandro el Grande (356-332 a. C.) se llevó consigo caña de azúcar de la India a Grecia. Los persas y los griegos se sorprendieron al encontrar un vegetal que producía una sustancia endulzante sin tener que recurrir a las abejas para que fabricaran miel. Los chinos también llevaban milenios extrayendo el azúcar de la caña de azúcar antes de que Marco Polo encontrara grandes fábricas de azúcar en China durante su visita en el siglo XIII.

Las expediciones europeas en América durante los siglos XVI y XVII introdujeron a muchos europeos en el uso del azúcar procedente de la caña de azúcar. Cristóbal Colón se trajo consigo la planta desde el Caribe al tiempo que estableció una plantación de caña de azúcar en el lugar. El azúcar se convirtió en un sustituto, tremendamente popular y caro, de la miel, además de un signo inequívoco de opulencia.

Por desgracia, la esclavitud en América sufrió un impulso económico debido a la necesidad de trabajadores para las plantaciones de caña de azúcar en América Central, el Caribe y las colonias británicas del sur de Norteamérica, que más tarde se convertirían en los Estados Unidos. Una insaciable ansia por el azúcar convirtió a Europa en el primer mercado de consumo de este producto. Durante los siglos XVII y XVIII, el azúcar fue un elemento clave en el llamado *comercio triangular*, que exportaba azúcar y ron (fabricado a partir de la caña de azúcar) a Europa; herramientas, armas, y otros bienes comerciales de Europa a África; y, en última instancia, más de 11 millones de africanos esclavizados a América. Es trágico pensar que la dulzura del azúcar desempeñó un amargo papel en el cambio del curso de la historia y en las vidas de muchos africanos esclavizados.



Recogida de caña de azúcar en Saint Kitts, en el Caribe.



La remolacha azucarera es una fuente primaria del azúcar procesado.

Con el tiempo, una fuente de azúcar más económica dio al traste con el mercado de la caña de azúcar. En 1744, un químico alemán llamado Andreas Margraff descubrió azúcar en el jugo de determinados tipos de remolacha (*Beta vulgaris*). Mediante selección más bien aleatoria, los cultivadores produjeron la remolacha azucarera, con una concentración de azúcar muy elevada. La producción de remolacha azucarera en la Europa continental aumentó lentamente en la siguiente mitad de siglo. Allá por 1802, se construyó la primera fábrica de extracción de azúcar de remolacha. En aquellos tiempos, la producción de azúcar a partir de remolacha azucarera en algunos países europeos influyó en la mengua del mercado de caña de azúcar, más cara, traída por mar desde América, y medió en la desaparición de la esclavitud en este continente.

La importancia del azúcar en la historia humana nos recuerda el papel trascendental que desempeñan los vegetales al suministrarnos los alimentos. Como sabemos, los humanos y otros animales dependen en última instancia de la fotosíntesis para obtener todos los alimentos. El azúcar en particular es un producto directo resultante de la fotosíntesis y sirve como fuente de energía y de moléculas orgánicas para todos los organismos vivos. Por tanto, es de vital importancia comprender la fotosíntesis y proteger los vegetales y organismos que la llevan a cabo.

# Introducción a la fotosíntesis

La fotosíntesis fabrica todas las moléculas orgánicas básicas que un vegetal necesita para sobrevivir, prosperar y reproducirse. De manera general, los organismos fotosintéticos posibilitan la existencia de los organismos no fotosintéticos.

## La fotosíntesis produce alimentos, bloques de construcción moleculares y $O_2$, sustentando así la práctica totalidad de la vida sobre la Tierra

Nos guste o no, nuestros ingredientes moleculares son muy similares a los del brócoli o a los de las lombrices de tierra. Todos los organismos utilizan moléculas con base de carbono como bloques de construcción para la unión y el mantenimiento de su estructura. En la mayoría de los casos, la fotosíntesis es la fuente primordial de estas moléculas. Por supuesto, las plantas, las algas y las bacterias fotosintéticas dependen de la fotosíntesis de manera directa, y se les dice *autótrofos*, porque fabrican su propio alimento (Figura 8.1). Al obtener su energía a través de la fotosíntesis, se les conoce más específicamente como **fotoautótrofos**. La mayoría de las formas de vida no fotosintéticas, como los animales y los hongos, son heterótrofas, por lo que dependen completamente de otros organismos para obtener las moléculas orgánicas que constituyen sus cuerpos, la energía para funcionar y el oxígeno. Podemos consumir todo el dióxido de carbono ($CO_2$) que queramos (el $CO_2$ es lo que hace que las bebidas carbonatadas sean gaseosas), pero, como animales, no podemos utilizar el $CO_2$ para producir moléculas orgánicas. Sin embargo, mediante la fotosíntesis, los vegetales pueden convertir el $CO_2$ y el $H_2O$ en azúcares que conforman la base de miles de moléculas orgánicas, constituyentes de los organismos vivos.

Como la mayoría de los heterótrofos dependen directa o indirectamente de los organismos fotosintéticos para su nutrición, los organismos fotosintéticos son la base de casi todas las cadenas alimenticias. En una cadena alimenticia terrestre, un animal terrestre puede alimentarse de vegetales o de animales que han ingerido vegetales. Por ejemplo, las vacas comen hierba, y los humanos comen carne de este animal. Por su parte, los hongos absorben compuestos ricos en energía de los restos de organismos cuyas moléculas orgánicas de carbono fueron producidas originalmente por vegetales y otros organismos fotosintéticos. En una cadena alimenticia acuática, un animal se alimenta de algas o animales que han ingerido algas. Por ejemplo, los erizos de mar comen algas, y las nutrias marinas comen erizos de mar. Los únicos organismos que no dependen de la fotosíntesis son las bacterias conocidas como **quimiautótrofas**, que obtienen el carbono a partir de $CO_2$, y la energía a partir de compuestos químicos inorgánicos (*véase* el cuadro *El fascinante mundo de las plantas* en la página siguiente).



**Figura 8.1. Organismos fotosintéticos.**
Las especies fotosintéticas, que incluyen la mayoría de las plantas, algas y algunas bacterias, recogen la energía solar para producir moléculas orgánicas.

En algún momento anterior, cada átomo de carbono de nuestro cuerpo ha sido parte de un organismo fotosintético y ha sido procesado por ese organismo a partir de $CO_2$ y de la energía solar. Las moléculas que contienen carbono producidas mediante fotosíntesis representan más del 94% del peso seco de los organismos vivos. Éstas se combinan con otros minerales del suelo para producir los muchos y diversos tipos de moléculas

EL FASCINANTE MUNDO DE LAS PLANTAS

## Plantas no fotosintéticas



Pirola menor (*Monotropa uniflora*).

Algunas plantas son en realidad no fotosintéticas y dependen totalmente de la materia orgánica en descomposición para su nutrición. La llamada pirola menor (*Monotropa uniflora*) es una planta con flores saprofita. Sólo los tallos floríferos no fotosintéticos están por fuera de la tierra; el resto de la planta permanece bajo tierra, donde no actúa como parásito de otros vegetales, sino que obtiene los nutrientes a partir de restos vegetales en descomposición. Una leyenda cherokee cuenta que, después de una semana observando a los jefes guerreros de varias tribus fumar la pipa de la paz, el Gran Espíritu convirtió a los jefes en flores «pipa india» (nombre con el que se conoce a la especie en U.S.A.) para que todos recordaran que fumar la pipa de la paz representaba el fin de las disputas. De acuerdo con la leyenda, las flores crecen en aquellos lugares donde ha habido una riña entre personas. *Sarcodes sanguinea* es otro ejemplo de estos vegetales. Crece en el oeste de Estados Unidos y es un miembro saprofito de la familia a la que también pertenecen los arándanos.



*Sarcodes sanguinea.*

presentes en un organismo vivo. Cuando fallecemos, el cuerpo termina convirtiéndose en $CO_2$, agua y algunos minerales. Estas sustancias se utilizarán de nuevo en la fotosíntesis.

La fotosíntesis también sustenta la vida al liberar oxígeno ($O_2$). En 1771, un clérigo y científico inglés, de nombre Joseph Priestley, realizó experimentos en un recipiente cerrado para demostrar que los vegetales «restablecían» el aire, permitiendo así que una vela prendiese y un ratón sobreviviese. Más tarde, descubrió el oxígeno. Una cita a raíz de una medalla recibida por su descubrimiento decía: «Gracias a estos descubrimientos sabemos que ningún vegetal crece en vano… sino que limpia y purifica nuestra atmósfera». Más tarde, en 1779, un médico holandés, Jan Ingenhousz, repitió y amplió las observaciones de Priestley, demostrando que los vegetales restablecían el oxígeno únicamente en presencia de luz solar y en las partes verdes del vegetal.

El $O_2$ presente en la atmósfera se rompe en oxígeno molecular debido a la acción de la luz ultravioleta (UV), que combina el $O_2$ para producir ozono ($O_3$). La capa de ozono de la atmósfera absorbe la radiación solar UV nociva, lo que posibilita la existencia de la vida en la Tierra.

## La fotosíntesis utiliza energía luminosa para convertir $CO_2$ y $H_2O$ en azúcares

En las plantas y en las algas, la fotosíntesis tiene lugar en unos orgánulos microscópicos denominados *cloroplastos* (Capítulo 2). Los cloroplastos, que poseen un diámetro de unos 3-5 μm, pueden ser circulares o alargados, y abundan más en el tejido foliar, donde una célula normal puede contener entre 5 y 50 cloroplastos.

El proceso de utilizar la energía luminosa para convertir $CO_2$ y $H_2O$ en azúcares consiste en dos series de reacciones: las reacciones luminosas y el ciclo de Calvin (Figura 8.2). Las **reacciones luminosas**, que se producen en el interior de las membranas tilacoides, son la parte *foto* de la fotosíntesis, porque se encargan de capturar la energía luminosa. Utilizan energía luminosa y $H_2O$ para generar energía química en forma de ATP y NADPH, y liberan $O_2$ como subproducto. El **ciclo de Calvin**, la parte *síntesis* de la fotosíntesis, une (sintetiza) azúcares de tres carbonos simples, utilizando ATP y NADPH procedentes de las reacciones luminosas y del $CO_2$ presente en el aire. El ciclo de Calvin tiene lugar en el estroma, la región de fluido que rodea las tilacoides.

Los azúcares de tres carbonos simples producidos por el ciclo de Calvin se convierten en bloques de construc-

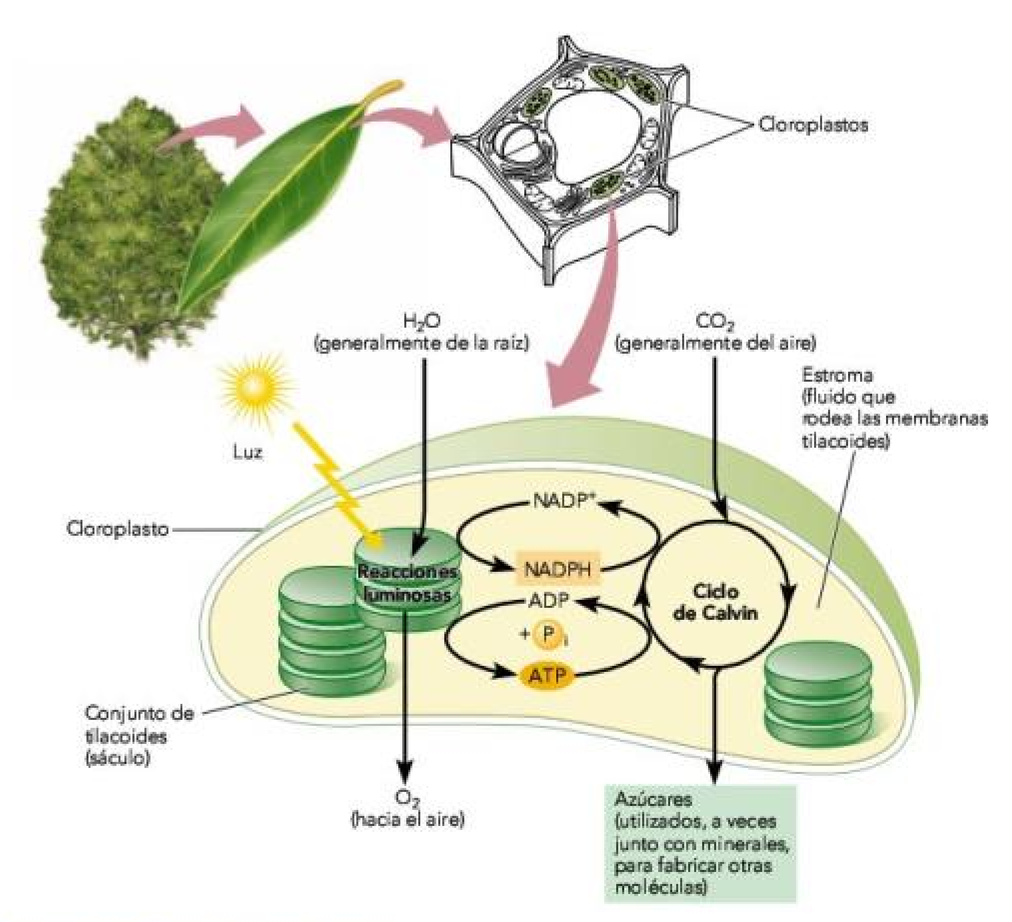



**Figura 8.2.** **Perspectiva general de la fotosíntesis.**
Las reacciones luminosas utilizan clorofila para capturar la energía luminosa, que es transferida en electrones proporcionados por el agua, al ATP y NADPH. El ciclo de Calvin utiliza ATP, NADPH y $CO_2$ para fabricar azúcar fosfatos de tres carbonos simples, que se convierten en los bloques de construcción de moléculas más complejas.

ción de moléculas complejas, como la glucosa ($C_6H_{12}O_6$). La fotosíntesis puede resumirse según la cantidad de $CO_2$ y $H_2O$ necesaria para producir una molécula de glucosa:

$$6CO_2 + 12H_2\mathbf{O} + \text{energía luminosa} \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6\mathbf{O}_2 + 6H_2O$$

El uso del estilo de fuente negrita en esta ecuación indica que los átomos de oxígeno de $H_2O$ se combinan para formar moléculas de $O_2$. Podemos simplificar la fórmula limitándonos únicamente al consumo neto de $H_2O$:

$$6CO_2 + 6H_2O + \text{energía luminosa} \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6O_2$$

Esta fórmula indica que el $CO_2$, el agua y la energía luminosa se utilizan para fabricar azúcar y oxígeno. Podemos simplificar más la ecuación dividiendo la anterior por 6. Obtenemos la fórmula básica para la fabricación de azúcares y otros carbohidratos (moléculas con estructura básica $CH_2O$), con un carbono por sección:

$$CO_2 + H_2O + \text{energía luminosa} \rightarrow CH_2O + O_2$$

En resumen, la fotosíntesis captura la energía luminosa del Sol y la utiliza para unir $CO_2$ y formar azúcares. Estudiaremos las reacciones específicas del proceso más adelante en este capítulo.

## Los procesos de fotosíntesis y respiración son interdependientes

Antes de adentrarnos en las reacciones luminosas y en el ciclo de Calvin, debemos tener en cuenta que la fotosíntesis por sí sola no sustenta la vida. La fotosíntesis produce alimentos, pero todos los organismos, fotosintéticos o no,

deben entonces extraer la energía de esos alimentos mediante un proceso conocido como *respiración*. En la **respiración**, que se produce en las mitocondrias, los organismos rompen las moléculas orgánicas en presencia de oxígeno y convierten la energía almacenada en ATP. Las células utilizan luego la energía del ATP para realizar el trabajo. En otras palabras, la respiración recoge la energía de los alimentos producidos por la fotosíntesis. Cada proceso depende de los productos resultantes del otro, pues la respiración utiliza los azúcares y el $O_2$ para producir $CO_2$, $H_2O$ y ATP, mientras que la fotosíntesis utiliza $CO_2$ y $H_2O$ para producir azúcares y $O_2$ (Figura 8.3).

La respiración es un proceso exergónico, que tiene como resultado una salida neta de energía libre en forma de ATP, mientras que la fotosíntesis es un proceso endergónico, cuyo resultado es una entrada neta de energía libre. En el Capítulo 9 estudiaremos cómo la respiración produce energía a partir de moléculas orgánicas resultantes de la fotosíntesis.

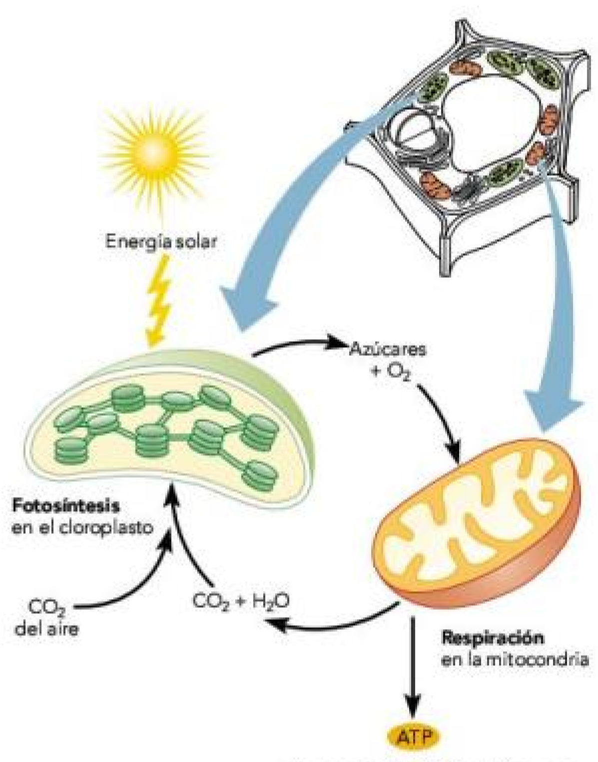



**Figura 8.3.** **Interdependencia de la fotosíntesis y la respiración.**

Los productos de la fotosíntesis, azúcares y $O_2$, se utilizan en la respiración para producir ATP, que impulsa la mayor parte del trabajo celular. Los subproductos de la respiración, $CO_2$ y $H_2O$, se utilizan en la fotosíntesis.

## Repaso de la sección

1. **¿Cómo obtienen los organismos no fotosintéticos las moléculas de carbono necesarias para la vida?**
2. **¿En qué se diferencian los heterótrofos de los autótrofos?**
3. **¿Cuál es la fuente del oxígeno que se produce durante la fotosíntesis?**
4. **Describe brevemente la relación entre fotosíntesis y respiración.**

# La conversión de energía solar en energía química se produce mediante reacciones luminosas

Puesto que la luz solar proporciona la energía que impulsa la fotosíntesis, los organismos están, por ende, impulsados por el Sol. En las reacciones luminosas, la energía que absorbe la clorofila se utiliza para fabricar dos compuestos ricos en energía: ATP y NADPH.

## La clorofila es la molécula principal para la absorción de luz durante la fotosíntesis

La fotosíntesis es posible gracias a las moléculas que absorben la luz, denominadas **pigmentos**. El tipo de pigmentos que absorbe energía para utilizarla en la fotosíntesis se encuentra unido totalmente o en parte a las membranas tilacoides de los cloroplastos. El pigmento que está implicado directamente en las reacciones luminosas es el pigmento verde conocido como **clorofila** (Figura 8.4).

Cada tipo de pigmento fotosintético absorbe energía luminosa en unas longitudes de onda determinadas. La luz visible y otras formas de energía electromagnética se mueven a través del espacio en forma de paquetes energéticos denominados **fotones**, que varían según la cantidad de energía que contienen, dependiendo de la longitud de onda. Un fotón con una longitud de onda menor contiene más energía que un fotón con una longitud de onda mayor (Figura 8.5a). Por ejemplo, los fotones que son visibles como luz azul contienen más energía que los fotones visibles como luz roja. La clorofila absorbe los fotones

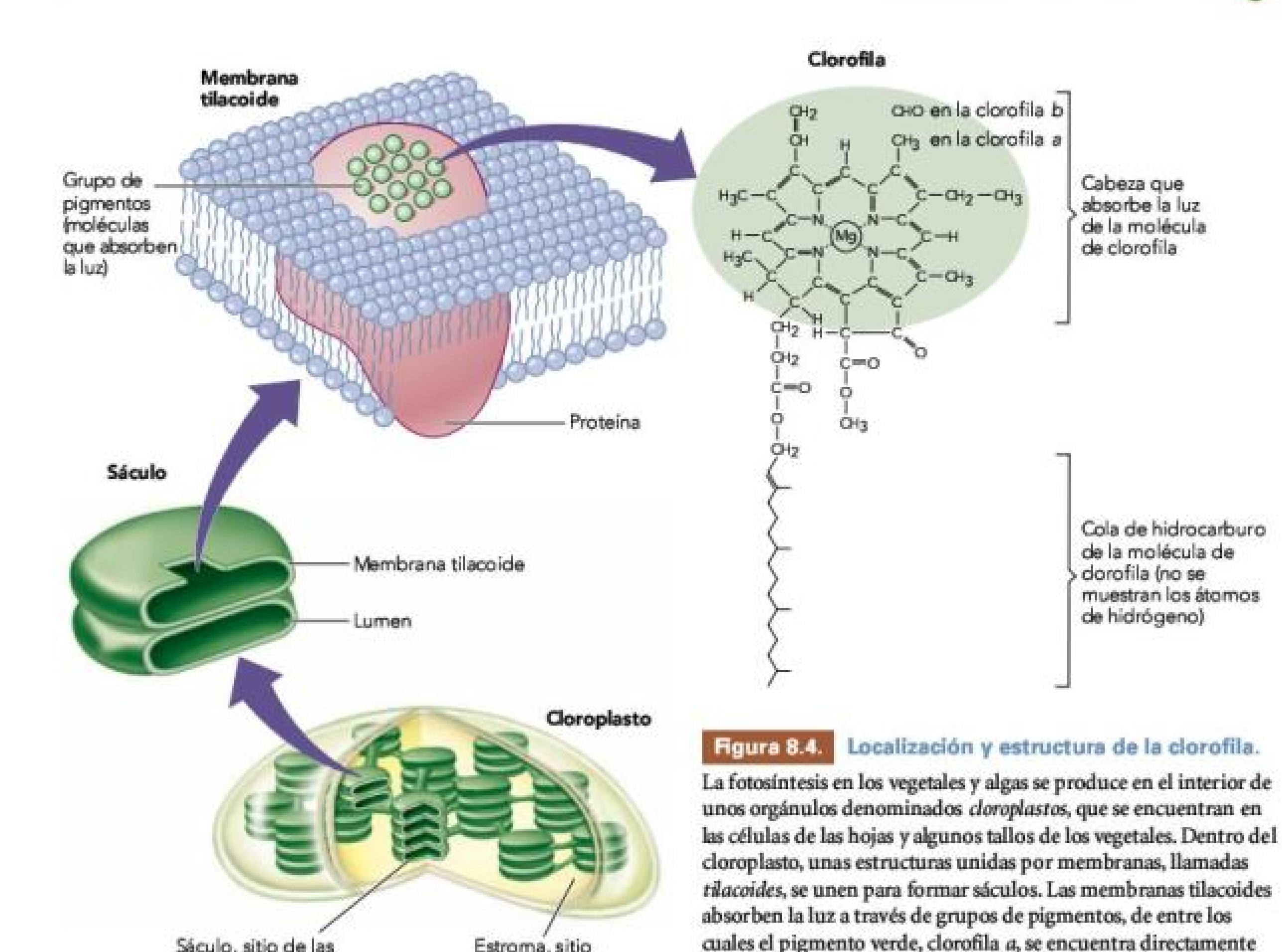
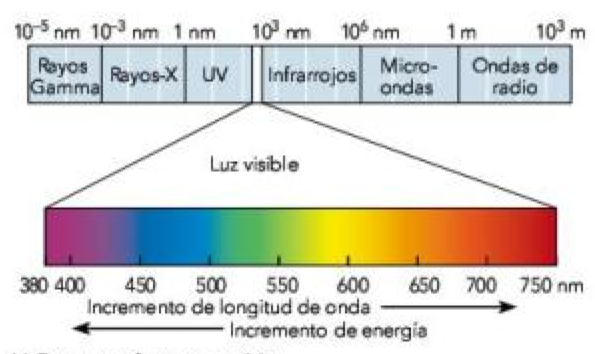



**Figura 8.4. Localización y estructura de la clorofila.**
La fotosíntesis en los vegetales y algas se produce en el interior de unos orgánulos denominados *cloroplastos*, que se encuentran en las células de las hojas y algunos tallos de los vegetales. Dentro del cloroplasto, unas estructuras unidas por membranas, llamadas *tilacoides*, se unen para formar sáculos. Las membranas tilacoides absorben la luz a través de grupos de pigmentos, de entre los cuales el pigmento verde, clorofila *a*, se encuentra directamente implicado en las reacciones luminosas.

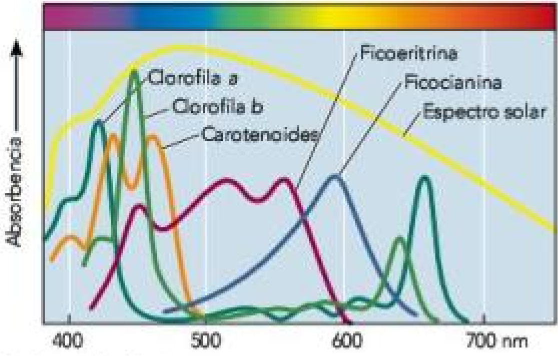
de las porciones roja y azul del espectro visible, pero transmite o refleja los fotones de la porción verde (Figura 8.5b). En otras palabras, el color verde es lo que es visible después de que la clorofila haya absorbido la luz utilizada en las reacciones luminosas de la fotosíntesis. Las partes fotosintéticas de los vegetales (las hojas y algunos tallos), debido a que las membranas tilacoides reflejan la luz verde, suelen ser verdes.

Existen dos tipos principales de clorofila en las plantas y algas verdes, conocidos como clorofila *a* y clorofila *b*. En las plantas, la **clorofila *a*** es el único pigmento que está directamente implicado en las reacciones luminosas. Absorbe primordialmente luz de los campos azul-violeta y rojo del espectro, y es de color verde oscuro, porque refleja principalmente la luz verde. En la fotosíntesis, el electrón de la clorofila *a* que ha absorbido un fotón de la porción azul del espectro pierde la energía extra en forma de calor y termina con igual energía que un electrón que ha sido energizado por un fotón de la porción roja del espectro. En otras palabras, los vegetales no utilizan de forma directa la luz azul en la fotosíntesis. La **clorofila *b*** no participa directamente en las reacciones luminosas, sino que transmite la energía absorbida a aquellas moléculas de clorofila *a* que están directamente implicadas. Por este motivo, la clorofila *b* se conoce como **pigmento accesorio**. Otros pigmentos accesorios, denominados *carotenoides*, absorben fundamentalmente luz azul-verde y reflejan la luz amarilla o amarilla-naranja. En los vegetales, estos pigmentos accesorios no suelen ser visibles hasta que la clorofila se rompe, como cuando las hojas de las plantas caducifolias cambian de color. Los carotenoides son los responsables de la coloración otoñal, después de que los días cortos y las frías temperaturas hayan ralentizado la fotosíntesis y se haya roto la clorofila.

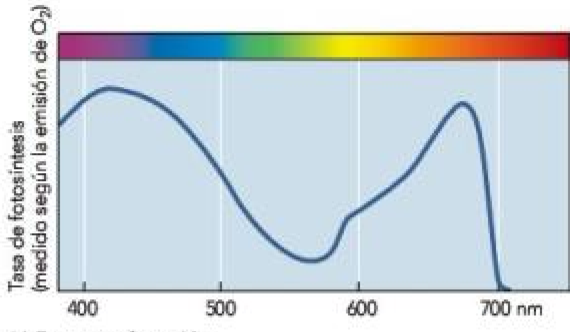
Al medir la producción de $O_2$ como una función de la longitud de onda, se descubre el **espectro de acción** para



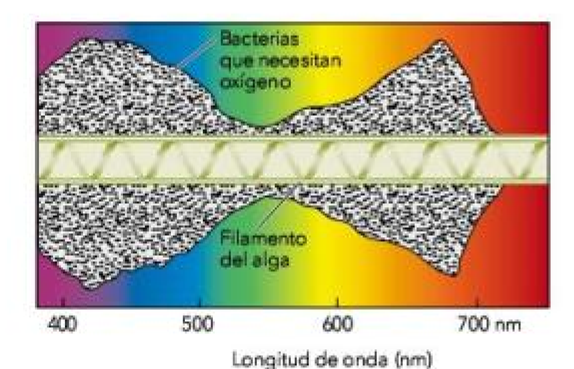

**(a) Espectro electromagnético**




**(b) Absorción de pigmentos**




**(c) Espectro de acción**




**(d) Experimento de Engelmann**

la fotosíntesis, esto es, una representación de la eficacia de diferentes longitudes de onda de la luz en la promoción de la fotosíntesis. El espectro de acción para la fotosíntesis presenta picos en las regiones azul y roja del espectro, que se corresponden estrechamente con el **espectro de absorción** de la clorofila, es decir, el nivel de capacidad de un pigmento para absorber las longitudes de onda de la luz. Esta correspondencia indica que la clorofila es el pigmento principal presente en la fotosíntesis (Figura 8.5b y c). El espectro de acción de la fotosíntesis también puede demostrarse colocando bacterias que necesitan oxígeno cerca de un filamento de alga fotosintética y exponiendo, a continuación, el alga a las diferentes longitudes de onda. Las bacterias se agrupan donde se libera $O_2$ como subproducto de la fotosíntesis, es decir, en las zonas que reciben luz azul y roja (Figura 8.5d).

Cabría preguntarse por qué la fotosíntesis no hace uso de toda la luz disponible, en cuyo caso los vegetales serían de color negro. Una posible respuesta sería que en los primeros tiempos de la Tierra, hace más de 2.500 millones de años, alguna otra forma de vida absorbió primero la luz verde, haciendo que no estuviera disponible para la fotosíntesis. Puede que esta forma de vida flotara sobre la superficie del mar, colocándose la primera para absorber la luz. Por ejemplo, el procariota *Halobacterium* absorbe luz verde. Algunos procariotas fotosintéticos, denominados *cianobacterias*, absorben fundamentalmente luz de la región verde, pero también de la región azul del espectro.

## La energía luminosa promueve la fotosíntesis en zonas denominadas fotosistemas

En el interior de las membranas tilacoides, la clorofila *a*, la clorofila *b* y otros pigmentos, como los carotenoides,

**Figura 8.5.** **La clorofila absorbe la luz.**

**(a)** El espectro electromagnético contiene una banda relativamente estrecha de luz visible. **(b)** La clorofila absorbe luz en las regiones azul y roja del espectro de absorción, pero transmite la verde. **(c)** El espectro de acción de la fotosíntesis corresponde al espectro de absorción de la clorofila y los pigmentos accesorios. **(d)** En 1883, Thomas Engelmann colocó bacterias unicelulares que necesitaban oxígeno a lo largo de un filamento de alga fotosintética. Las bacterias se congregaron alrededor de las regiones de las células del alga que recibían luz azul y roja de un prisma. De este modo, demostró cuáles eran las longitudes de onda de la luz responsables de la producción de oxígeno al promover la fotosíntesis. Como podemos ver, la distribución de bacterias se corresponde con el espectro de acción de la fotosíntesis.

forman grupos de pigmentos. Cada uno de estos grupos consta de entre 200 y 300 moléculas de pigmentos, junto con otras moléculas proteínicas asociadas. Los experimentos señalan que las reacciones luminosas que se producen en cada grupo se activan por una molécula de clorofila *a*, que absorbe la energía de un fotón y expulsa un electrón, que luego absorbe una molécula conocida como *receptor primario de electrones*. Juntos, la molécula de clorofila *a* y el receptor primario de electrones se conocen como **centro de reacción**. El centro de reacción y los pigmentos accesorios presentes en cada grupo trabajan en conjunto como una unidad captadora de luz, que se denomina **fotosistema** (Figura 8.6). Cada fotosistema absorbe la energía luminosa en la parte exterior (estroma) de la membrana tilacoide.

Existen dos tipos de fotosistemas, conocidos como fotosistema I y fotosistema II. Los números indican el orden en el que fueron descubiertos. El fotosistema I posee poca clorofila *b*, mientras que el fotosistema II tiene mayor cantidad de esta clorofila, prácticamente la misma que de clorofila *a*. Existen numerosos fotosistemas a lo largo de una membrana tilacoide. Los pigmentos accesorios son componentes esenciales. A menudo, la molécula de clorofila *a* que activa las reacciones luminosas no es impactada de forma directa por los fotones, puesto que representa menos de un 1% de los pigmentos presentes en un fotosistema. Sin embargo, los pigmentos accesorios canalizan la energía del fotón a la clorofila *a* en el centro de reacción. En ocasiones, estos pigmentos accesorios, junto con las moléculas de clorofila *a* que transfieren la energía a la molécula de clorofila *a* del centro de reacción, son referidos como *complejos antena*, porque estas moléculas de pigmentos actúan como antenas que reciben y transmiten energía, algo así como una antena parabólica. La energía puede transferirse en forma de electrones energizados, o es la energía en sí misma la que se mueve de molécula en molécula.

La molécula de clorofila *a* del centro de reacción absorbe energía en longitudes de onda ligeramente más largas (de menor energía) que la clorofila en general. La molécula de clorofila *a* del centro de reacción en el fotosistema II se conoce como *P680*, donde la *P* se refiere al pigmento, y el número indica que la molécula absorbe mejor la luz a una longitud de onda de 680 nm. En el fotosistema I, la molécula de clorofila *a* del centro de reacción se conoce como *P700*, porque absorbe mejor la luz a 700 nm. Como resultado de la transferencia de energía de los complejos antena, la molécula de clorofila *a* del centro de reacción puede recibir mucha más energía luminosa que si la hubiera absorbido por su cuenta. Cada vez que se activa la molécula de clorofila *a* del centro de reacción, se transfiere un electrón energizado al receptor primario de electrones.

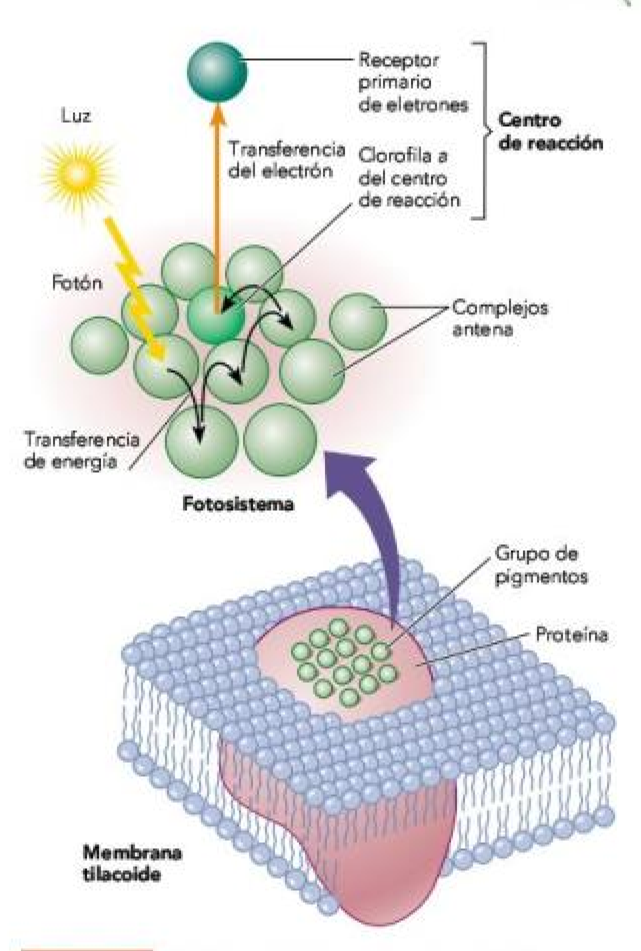



**Figura 8.6.** **Cada fotosistema es un complejo de recogida de luz.**

Un fotosistema consiste en un centro de reacción y en un complejo antena de moléculas de pigmentos, que transfieren la energía luminosa a la molécula de clorofila *a* del centro de reacción. El centro de reacción también contiene un receptor primario de electrones. Este proceso se produce de forma repetida en cada fotosistema.

## Las reacciones luminosas producen $O_2$, ATP y NADPH

Los dos fotosistemas que absorben luz se unen según un modelo en forma de zigzag, en ocasiones denominado *gráfico Z* (Figura 8.7). El gráfico Z representa una serie de transportadores de electrones con base proteínica, que determinan una ruta para el movimiento de electrones.

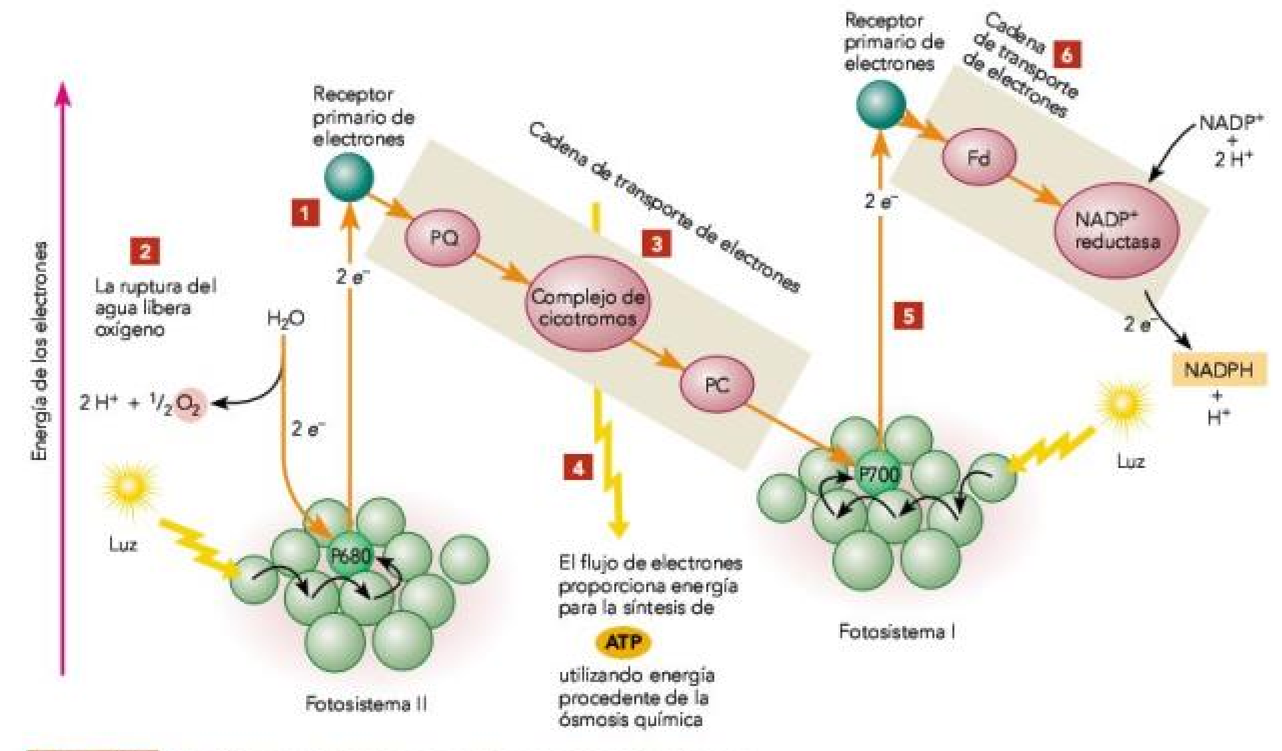



**Figura 8.7.** **Movimiento de electrones en las reacciones luminosas.**

Este diagrama en zigzag, conocido como *gráfico Z*, nos ofrece una visión general del flujo de energía en las reacciones luminosas. Como cada electrón fluye a través de los transportadores de electrones —plastoquinona (PQ), un complejo proteico de citocromos; plastocianina (PC); ferredoxina (Fd), y $NADP^+$ reductasa—, cada portador atrae el electrón con mayor intensidad que el portador anterior. Los pasos enumerados se describen en el texto.

Debemos tener en cuenta que esta ruta se repite miles de veces dentro de una membrana tilacoide común. El movimiento de electrones de cada gráfico Z constituye las reacciones luminosas.

Seguiremos ahora el flujo de energía para observar cómo las reacciones luminosas producen $O_2$, ATP y NADPH. Los pasos se corresponden a los enumerados en la Figura 8.7. A pesar de que los electrones pasan de uno en uno por la serie de reacciones luminosas, la ilustración muestra dos electrones, el número necesario al final de las mismas para transformar una molécula de $NADP^+$ en una molécula de NADPH.

1 Cuando la energía luminosa llega a la clorofila *a* del centro de reacción, energiza un electrón de la molécula de clorofila *a*. Éste se transfiere al receptor primario de electrones.

2 Cada electrón expulsado es sustituido rápidamente por un electrón de $H_2O$, después de que una enzima divide una molécula de $H_2O$ en dos electrones, dos iones de hidrógeno ($H^+$) y un átomo de oxígeno (un ión de hidrógeno es un protón solitario). La clorofila *a* presenta carga positiva, pues ha perdido un electrón, de forma que atrae los electrones del agua cargados negativamente. Además de reemplazar el electrón en la molécula de clorofila *a*, la ruptura del agua produce oxígeno, liberando una molécula de $O_2$ por cada par de moléculas de $H_2O$ que se rompen.

3 Cada electrón expulsado de la molécula de clorofila *a* pasa del receptor primario de electrones y pierde energía de forma gradual a causa de su transferencia por una serie de transportadores de electrones, que en conjunto se conocen como **cadena de transporte de electrones**. El movimiento de transportador a transportador se produce mediante una serie de reacciones de oxidación-reducción (redox).

4 La energía liberada por el flujo de electrones se utiliza de manera indirecta para impulsar la síntesis de ATP, un proceso que estudiaremos en breve.

5 Cada electrón que pasa por la cadena de transporte de electrones neutraliza la molécula de clorofila *a* del centro de reacción del fotosistema I, cargada positivamente. Esta molécula de clorofila *a* presenta carga positiva, pues la absorción de un fotón ha expulsado un electrón otra vez energizado, que se transfiere a un receptor primario de electrones.

6 Cada electrón expulsado del fotosistema I pasa a través de otra cadena de transporte de electrones. El último transportador de esta cadena es una enzima que transforma $NADP^+$ en NADPH. Como hemos dicho antes, es necesario que dos electrones pasen a través de las reacciones luminosas para que se sintetice un NADPH.

De este modo, las reacciones luminosas utilizan los electrones energizados expulsados del fotosistema II para producir ATP rico en energía, y utilizan los electrones energizados de nuevo y expulsados por el fotosistema I para producir NADPH. Las reacciones luminosas capturan el 32% de la energía solar absorbida por la clorofila, lo que las hace más eficaces que cualquier sistema de captura de energía fabricado por los humanos. Por ejemplo, los paneles solares suelen capturar, en forma de electricidad o calor, un 5% de la energía solar que absorben. Como veremos, el ATP y NADPH producidos por las reacciones luminosas se utilizan en el ciclo de Calvin para convertir $CO_2$ en fosfatos de azúcar simples.

## En las reacciones luminosas, el ATP se sintetiza utilizando energía de la ósmosis química

Los electrones pierden energía a medida que se mueven por la cadena de transporte de electrones entre el fotosistema II y el fotosistema I. Esta energía se utiliza para bombear protones del estroma hacia el interior del tilacoide, lo que provoca una diferencia en la concentración de iones $H^+$ existentes a lo largo de la membrana del tilacoide (Figura 8.8). La diferencia de carga implica también una diferencia en el pH, lo que crea una especie de batería que almacena energía para la realización del trabajo. Mediante un proceso conocido como **ósmosis química** (del griego *osmos*, «empuje»), los iones $H^+$ retroceden a través de la membrana, liberando energía. Muchos de estos iones $H^+$ fluyen a través de una enzima denominada **ATP sintasa**, que utiliza la energía para añadir un fosfato inorgánico ($P_i$) al ADP y formar ATP.

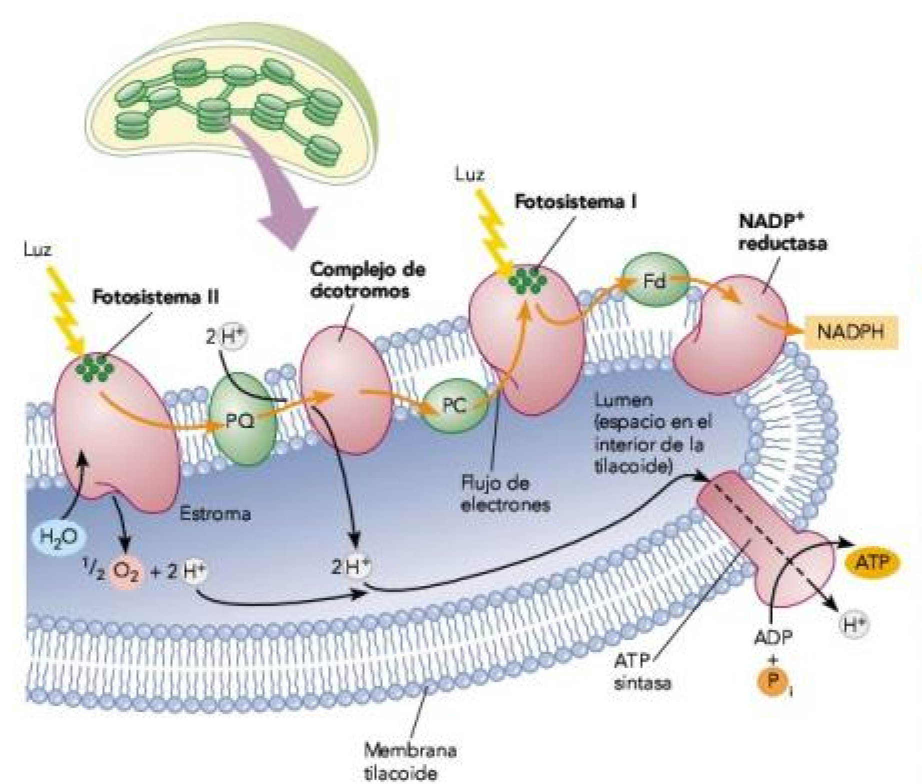



**Figura 8.8. Ósmosis química y síntesis de ATP en las reacciones luminosas.**

Este diagrama muestra el flujo de iones de hidrógeno ($H^+$), un proceso denominado *ósmosis química* a través de la ATP sintasa. Algunos de los iones de hidrógeno proceden de la ruptura del agua, mientras que otros son bombeados a través de la membrana, debido a la energía liberada por el flujo de electrones en la cadena de transporte de electrones. La ATP sintasa utiliza la energía de la ósmosis química para añadir un fosfato inorgánico ($P_i$) al ADP y formar ATP.

Esta fosforilación se conoce como **fotofosforilación**, porque la energía utilizada para llevarla a cabo procede originariamente de la luz.

Los electrones suelen moverse del fotosistema II al fotosistema I en un movimiento referido como *flujo electrónico no cíclico*. Durante las reacciones luminosas producidas de manera natural en los vegetales, la síntesis de ATP depende de este flujo electrónico no cíclico y, por tanto, se conoce como *fotofosforilación no cíclica*. En algunas bacterias y en algunos experimentos realizados en laboratorio con plantas, es posible conseguir lo que se conoce como *fotofosforilación cíclica*, que sólo afecta al fotosistema I. Los electrones fluyen en un ciclo desde el centro de reacción del fotosistema I a la cadena de transporte de electrones, y vuelven al mismo centro de reacción, produciendo indirectamente ATP, pero no NADPH. Con todo, los fisiólogos vegetales continúan debatiendo si la fotofosforilación cíclica se produce de forma natural en las plantas.

### Repaso de la sección

1. **Describe la función de la clorofila en la fotosíntesis.**
2. **¿De qué manera la energía luminosa activa las reacciones luminosas?**
3. **Señala los productos de las reacciones luminosas y explica cómo se forman.**

## La conversión del $CO_2$ en azúcares se produce a través del ciclo de Calvin

Como hemos visto, las reacciones luminosas utilizan energía luminosa y $H_2O$ para producir energía química en forma de ATP y NADPH. Estos productos impulsan la segunda parte de la fotosíntesis, el ciclo de Calvin, que fabrica fosfatos de azúcar simples. El ciclo de Calvin debe su nombre a Melvin Calvin, quien, junto con el que fue su estudiante, Andrew Benson, y más tarde con James Bassham, determinó en 1953 la ruta mediante la que los vegetales convierten el $CO_2$ en azúcares. En 1961, Calvin recibió el premio Nóbel por su descubrimiento, que realizó mediante experimentos en los que exponía algas fotosintéticas a $CO_2$ radiactivo durante períodos de tiempo cada vez menores (Figura 8.9). Después de 5 segundos de exposición al $CO_2$ radiactivo, el compuesto radiactivo principal en las algas era una molécula de tres carbonos conocida como 3-fosfoglicerato (PGA). El resto del ciclo de Calvin se descubrió mediante experimentos similares. El ciclo de Calvin también se conoce como ruta $C_3$, puesto que el primer producto posee tres carbonos.



**Figura 8.9. Experimento de Calvin.** Melvin Calvin, en colaboración con Andrew Benson y otros colegas, dirigió un experimento mediante el que se exploraba el proceso de la fotosíntesis en las algas verdes, utilizando $CO_2$ radiactivo en este aparato con forma de «piruleta». Después de variar los períodos de tiempo, el contenido de la piruleta se vertía en alcohol hirviendo, con el fin de matar las algas para poder seguir el proceso de la radioactividad a través de varios componentes. De este modo, Calvin y sus colegas fueron capaces de determinar cómo se producía la fijación de $CO_2$ en la fotosíntesis.

## El ciclo de Calvin utiliza el ATP y NADPH de las reacciones luminosas para obtener fosfatos de azúcar a partir de $CO_2$

En ocasiones, las reacciones del ciclo de Calvin son referidas como *reacciones oscuras* o *reacciones independientes de la luz*, porque pueden tener lugar en la oscuridad, siempre que se provean los productos de las reacciones luminosas (ATP y NADPH). No obstante, estos términos pueden resultar engañosos, ya que presuponen que el ciclo de Calvin puede continuar de forma indefinida en la oscuridad, que no es el caso. Las reservas celulares de ATP y NADPH duran sólo unos pocos segundos o minutos, como mucho. Las células no almacenan grandes cantidades de ATP o NADPH, por lo que el ciclo de Calvin depende de que estas moléculas sean aportadas de nuevo por las reacciones luminosas.

Como hemos visto, en las plantas y en las algas, el ciclo de Calvin se produce en el exterior de las tilacoides, en el estroma de los cloroplastos. En el caso de las plantas, el $CO_2$ se introduce a través de unos poros de la epidermis foliar denominados *estomas*, y luego se difunde en el interior de células del mesófilo, donde tiene lugar la fotosíntesis. El ciclo de Calvin utiliza productos ricos en energía de las reacciones luminosas (ATP y NADPH) para incorporar tres moléculas de $CO_2$ (una cada vez) en un fosfato de azúcar de tres carbonos. Podríamos pensar que la síntesis de azúcares se produce al unir moléculas de $CO_2$, al tiempo que se añaden electrones e hidrógenos. Sin embargo, no es el caso. De hecho, el ciclo de Calvin añade un $CO_2$ a un compuesto de cinco carbonos. Después de que el ciclo se repita tres veces, se ha añadido suficiente carbono como para que se forme una molécula de fosfato de azúcar de tres carbonos, denominada *gliceraldehído-3-fosfato* (*G3P*), también conocida como *3-fosfogliceraldehído* (*PGAL*). Fuera del ciclo de Calvin, las moléculas de G3P se utilizan para producir moléculas de diversos tipos de azúcares de seis carbonos, incluidas la fructosa y la glucosa, que pueden combinarse para formar la sacarosa, compuesta por 12 carbonos. La sacarosa es el principal azúcar utilizado en la transposición de carbohidratos desde las hojas hasta otras partes del vegetal.

El ciclo de Calvin incorpora $CO_2$ y utiliza ATP y NADPH de las reacciones luminosas para crear los bloques de construcción de la vida. Los átomos de carbono fijados en forma de azúcar en el ciclo de Calvin se convierten finalmente en los carbonos de todas las moléculas orgánicas presentes en vegetales, animales y casi cualquier forma de vida. La Figura 8.10 nos da una idea general de un recorrido del ciclo de Calvin:

1. Un ATP promueve la adición de un fosfato a un fosfato de azúcar de cinco carbonos para fabricar una molécula de fosfato de azúcar con dos fosfatos. La adición de este segundo fosfato energiza la molécula de cinco carbonos. De manera específica, se utiliza un ATP para fabricar ribulosa-1,5-bifosfato (RuBP) a partir de ribulosa-5-fosfato (Ru5P).
2. El dióxido de carbono se añade al fosfato de azúcar de cinco carbonos. En concreto, la enzima **rubisco** añade $CO_2$ a RuBP. Como podremos recordar del Capítulo 7, el nombre rubisco es la forma abreviada de la ribulosa-1,5-bifosfato carboxilasa/oxigenasa. Se dice que la rubisco es una *carboxilasa*, porque puede añadir un carbono de $CO_2$ a otra molécula. En este caso, el compuesto de seis carbonos resultante, de corta vida, se rompe inmediatamente en dos moléculas de un ácido orgánico de tres carbonos, 3-fosfoglicerato (PGA). Este proceso se conoce como **fijación de carbono**, porque el carbono del $CO_2$ se incorpora («fijo» o unido) a una molécula no gaseosa más compleja.
3. Dos moléculas de ATP añaden fosfatos a los ácidos orgánicos de tres carbonos. La adición de fosfatos energiza los ácidos orgánicos de tres carbonos. En concreto, se utilizan dos moléculas de ATP para convertir dos moléculas de PGA en moléculas de 1,3-bifosfoglicerato (BPG).
4. Dos moléculas de NADPH añaden electrones a los fosfatos de ácidos orgánicos de tres carbonos, reduciendo cada BPG a una molécula de gliceraldehído-3-fosfato (G3P). El resultado son dos moléculas de G3P, que representan un total de seis carbonos.
5. Después de tres recorridos del ciclo de Calvin, se ha fijado el suficiente carbono para permitir que una molécula de G3P abandone el ciclo y esté disponible para la fabricación de otros azúcares, a la vez que deja carbonos suficientes para regenerar Ru5P y completar el ciclo.
6. La mayor parte de G3P continúa a través del resto del ciclo de Calvin. Otras reacciones del ciclo aportan fosfatos de azúcar de cuatro, seis y siete carbonos. Finalmente, el ciclo regenera la molécula de cinco carbonos de Ru5P, lo que inicia un nuevo recorrido del ciclo.

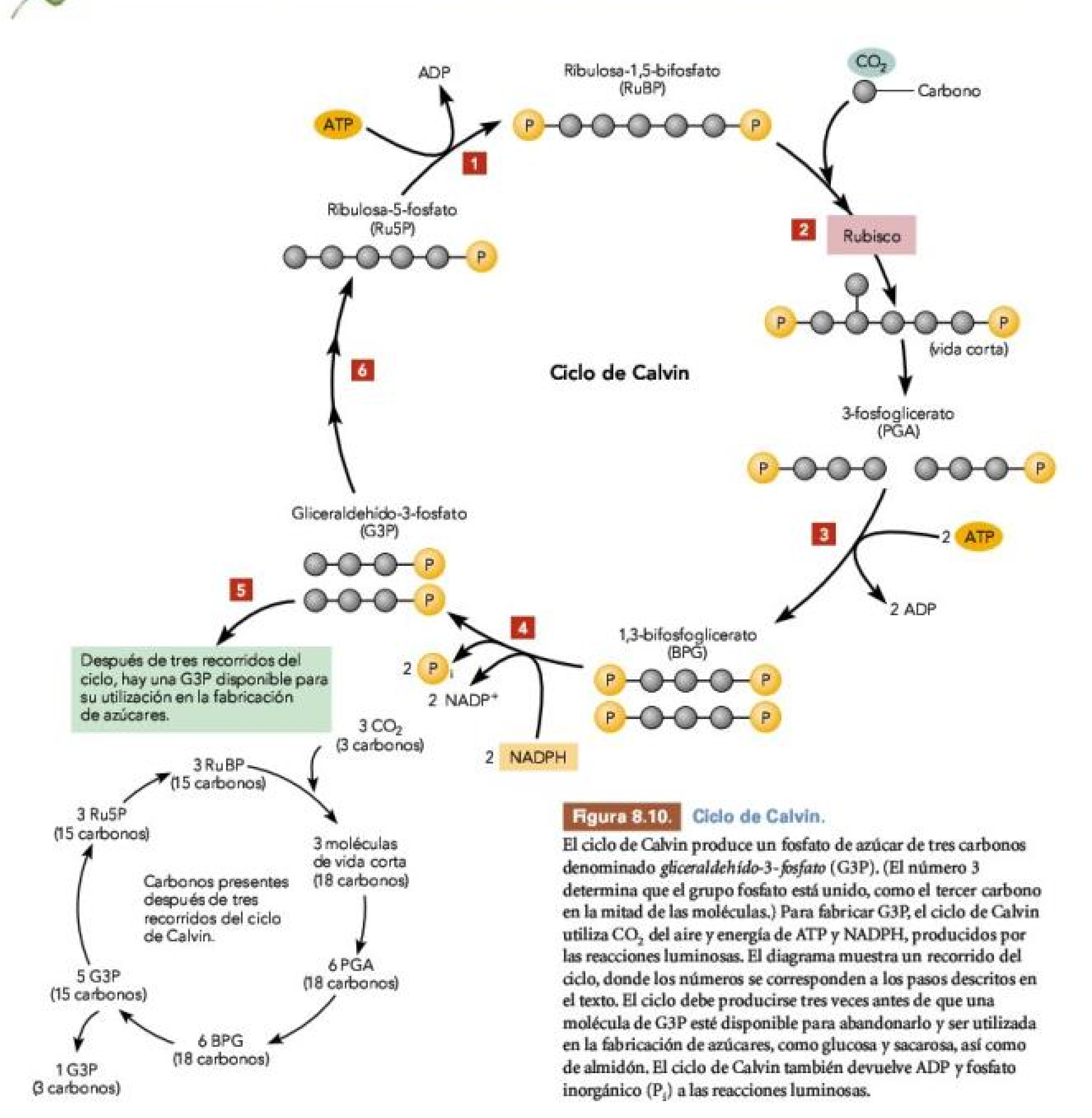



**Figura 8.10. Ciclo de Calvin.**
El ciclo de Calvin produce un fosfato de azúcar de tres carbonos denominado *gliceraldehído-3-fosfato* (G3P). (El número 3 determina que el grupo fosfato está unido, como el tercer carbono en la mitad de las moléculas.) Para fabricar G3P, el ciclo de Calvin utiliza $CO_2$ del aire y energía de ATP y NADPH, producidos por las reacciones luminosas. El diagrama muestra un recorrido del ciclo, donde los números se corresponden a los pasos descritos en el texto. El ciclo debe producirse tres veces antes de que una molécula de G3P esté disponible para abandonarlo y ser utilizada en la fabricación de azúcares, como glucosa y sacarosa, así como de almidón. El ciclo de Calvin también devuelve ADP y fosfato inorgánico ($P_i$) a las reacciones luminosas.

He aquí la ecuación general que refleja los productos de los tres recorridos del ciclo de Calvin:

$$\begin{matrix} 3CO_2 + 6NADPH + \\ 9ATP + 6H^+ \end{matrix} \rightarrow \begin{matrix} 1G3P + 6NADP^+ + \\ 9ADP + 8P_i + 3H_2O \end{matrix}$$

Esta ecuación refleja las tres moléculas de $CO_2$ necesarias para el azúcar, las nueve moléculas de ATP y las seis moléculas de NADPH utilizadas para tres recorridos del ciclo de Calvin. Los productos $NADP^+$, ADP y $P_i$ regresan a las reacciones luminosas en forma de reactivos.

La glucosa, un azúcar fundamental en las células vivas, se produce indirectamente a partir de dos moléculas de G3P formadas en el ciclo de Calvin. Los destinos metabólicos de G3P comprenden:



- Conversión en $CO_2$ y $H_2O$ durante la respiración, con almacenamiento de energía en ATP.
- Conversión durante la respiración en compuestos intermedios, que se sintetizan en aminoácidos y otros compuestos.
- Conversión en fructosa 6-fosfato (F6P) y fructosa bifosfato.
- Conversión de F6P en glucosa 6-fosfato (G6P) y glucosa 1-fosfato (G1P).
- Utilización de G1P para fabricar celulosa para la pared celular y almidón para la reserva de energía.
- Utilización de G1P y F6P para fabricar sacarosa para el transporte a través del vegetal.

## El ciclo de Calvin es relativamente ineficaz en la conversión de $CO_2$ en azúcares

La eficacia del ciclo de Calvin es la cantidad de energía química que éste utiliza realmente para convertir el $CO_2$, en comparación con la energía luminosa recibida por las reacciones luminosas. La eficacia del ciclo de Calvin puede medirse comparando cuánta energía utiliza el ciclo para fijar $CO_2$ y cuánta energía luminosa se necesita para generar el NADPH que activa el ciclo. Se ha calculado que el máximo teórico de eficacia fotosintética es de un 35%. Con todo, la mayoría de las plantas y algas alcanzan en realidad sólo entre un 1% y un 4%. Esta reducida eficacia se debe en parte al hecho de que el ciclo de Calvin debe gastar cerca de la mitad del carbono que fija. Esto sucede en un proceso denominado *fotorrespiración*, que estudiaremos en breve.

Puesto que los totales de producción de la fotosíntesis implican grandes números difíciles de imaginar, hagamos un resumen ejemplificado con un vegetal y a una persona. Una planta de maíz fija 0,23 kg de carbono por estación. Una persona de 45 kg contiene alrededor de 6,8 kg de carbono fijado. Un grano de maíz de los que habitualmente consumimos contiene un 10% o menos de ese carbono. Una mazorca grande de maíz cocida contiene 100 kilocalorías (kcal), con lo que la cantidad suficiente para el mantenimiento de un humano adulto correspondería a 25 mazorcas al día, o 9.125 mazorcas al año, el equivalente aproximado a una cuarta parte de una hectárea de cultivo.

## La enzima rubisco funciona también como una oxigenasa, lo cual da lugar a la fotorrespiración

Rubisco, la enzima que fija el carbono en el ciclo de Calvin, es la proteína más abundante en la Tierra. Cada carbono de nuestro cuerpo ha sido procesado por la rubisco, dado que el carbono procede directa o indirectamente de los vegetales. Durante el verano, la rubisco puede ser responsable de un 15% de disminución de la concentración atmosférica diaria de $CO_2$. En el interior del dosel vegetal, donde se produce la mayor parte de la fotosíntesis, la disminución alcanza el 25%. Los vegetales crecen más deprisa si la concentración de $CO_2$ de la atmósfera circundante se incrementa de forma artificial, como en ocasiones se hace en los invernaderos. El incremento gradual de la concentración de $CO_2$ en la atmósfera de la Tierra, como resultado de la quema de combustible fósiles por el hombre, puede quizás atenuarse por un incremento de la fotosíntesis por las plantas.

El oxígeno producido por las reacciones luminosas de la fotosíntesis inhibe en realidad la fijación neta del carbono que lleva a cabo la rubisco. Esto ocurre porque la rubisco, además de su labor como carboxilasa (enzima que añade carbono del $CO_2$ a otra molécula) puede funcionar como oxigenasa, una enzima que añade oxígeno a otra molécula (Figura 8.11). La rubisco no enlaza firmemente el $CO_2$ y, a temperaturas más altas y menores concentraciones de $CO_2$, tiende a enlazar el oxígeno. En

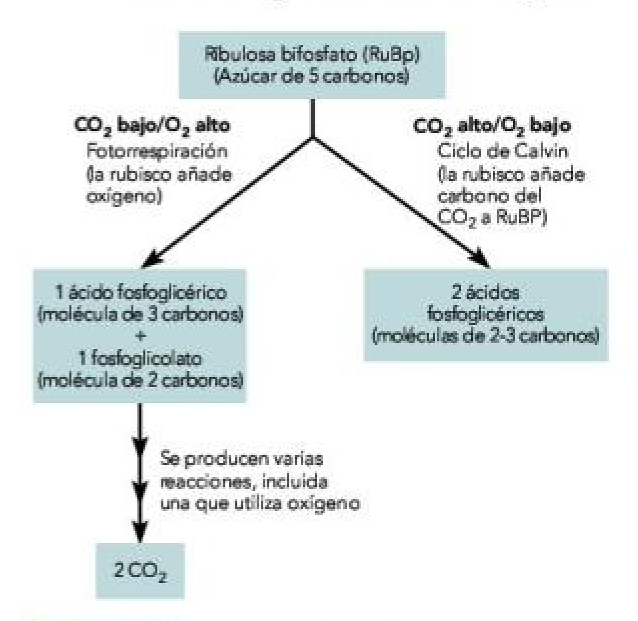



**Figura 8.11.** **Rubisco y fotorrespiración.**
Rubisco, la enzima de fijación del ciclo de Calvin, puede funcionar como carboxilasa (fijación de carbono) o como oxigenasa (fijación de oxígeno), según la concentración de oxígeno. Como carboxilasa, la rubisco facilita la producción de azúcares. Como oxigenasa, convierte dos carbonos de la ribulosa bifosfato en $CO_2$, en un proceso denominado *fotorrespiración*.

EVOLUCIÓN

## La evolución y la concentración de $O_2$

Si nos paramos por un momento a pensar en ello, el $O_2$ producido por la fotosíntesis debería ser utilizado en la respiración tanto de organismos fotosintéticos como de no fotosintéticos. Entonces, ¿por qué la atmósfera actual tiene un 21% de $O_2$ cuando, en sus orígenes, la Tierra carecía del mismo? *Grosso modo*, la idea de que la concentración de $O_2$ ha aumentado gradualmente desde cero hasta el presente 21% es demasiado simple. El curso y las causas de los cambios en la concentración del $O_2$ atmosférico son áreas de investigación muy activas.

Después de que la Tierra se enfriara lo suficiente como para que la gravedad pudiera mantener una atmósfera, ésta presentaba una concentración de $CO_2$ elevada (puede que de un 80%) y carecía de oxígeno. Cuando la fotosíntesis evolucionó en las bacterias hace unos 3.500 millones de años, había mucho $CO_2$ disponible. Durante los primeros dos mil millones de años, los depósitos de hierro del suelo oceánico absorbían el $O_2$ producido por la fotosíntesis. Posteriormente, el $O_2$ comenzó a aparecer de forma gradual en la atmósfera. Los organismos fotosintéticos evolucionaron hasta convertirse en numerosas formas distintas, del mismo modo que las bacterias no fotosintéticas, gracias a la biomasa y a la producción de $O_2$ de sus parientes fotosintéticos.

Hace entre 2.500 y 1.900 millones de años, se produjo un incremento en la cantidad de $O_2$ atmosférico. Algunos investigadores opinan que la causa fue una creciente escorrentía y erosión de los continentes, lo que originó un aumento de los sedimentos oceánicos, que enterraron y mataron muchas de las bacterias no fotosintéticas que vivían en el suelo oceánico. De este modo, los organismos fotosintéticos, que absorbían la luz cerca de la superficie, adquirieron preponderancia, lo que produjo el rápido incremento de la concentración de $O_2$. Los niveles acrecentados de $O_2$ podrían haber posibilitado la evolución de las células eucariotas hace unos 2.200 millones de años.

Un segundo aumento en la concentración de $O_2$ se produjo justo antes del período Cámbrico, hace unos 600 millones de años, y muy probablemente por la misma razón geológica. Este incremento en la concentración de $O_2$ podría haber impulsado la gran radiación adaptativa que se produjo por aquellos tiempos en los invertebrados. A finales del período Cámbrico, la concentración de $O_2$ había alcanzado al menos un 2%, suficiente para permitir la supervivencia de los eucariotas terrestres. La evolución y rápida propagación de los vegetales terrestres, hace unos 430 millones de años, fue la causante del posterior incremento de la concentración de $O_2$ hasta un 35% en el período Carbonífero, hace 370 millones de años. Esto podría explicar la existencia, en aquel entonces, de libélulas gigantes de dos patas y otros enormes insectos. El ineficaz sistema de oxigenación de los insectos establece un límite para su tamaño, en función de la concentración de $O_2$ dependiente.

A finales del período Pérmico, hace unos 250 millones de años, el porcentaje de $O_2$ había descendido hasta un 15%. Esta disminución pudo deberse en parte a una gran mortalidad de organismos, seguida de su descomposición. Después de estas extinciones masivas, los organismos fotosintéticos retomaron su supremacía, y los niveles de $O_2$ volvieron a aumentar.

este caso, no se fija carbono. De la ribulosa 1,5-bifosfato resultan una PGA y una molécula de 2-fosfoglicolato (compuesto de dos carbonos). El fosfoglicolato termina por romperse en $CO_2$. La producción de $CO_2$ como resultado de la actividad de la rubisco se conoce como **fotorrespiración**, ya que se produce en presencia de la luz. Ésta da lugar a $CO_2$ y utiliza $O_2$. A diferencia de la respiración (*véase* Capítulo 9), la fotorrespiración no produce ATP. Ésta comienza con la actividad de la rubisco, y en ella participan cloroplastos, peroxisomas y mitocondrias. A bajas concentraciones de $CO_2$ y altas concentraciones de $O_2$, predomina la función oxigenasa de la rubisco.

De manera general, en los días claros y soleados, cuando la temperatura ronda los 25°C, el $O_2$ puede reducir la tasa de fijación de $CO_2$ por parte de la rubisco en un 33%. A medida que aumenta la temperatura, la tasa de fotorrespiración de muchos vegetales se iguala a la tasa de fotosíntesis. A temperaturas más elevadas, los vegetales comienzan incluso a cerrar sus estomas para prevenir la pérdida de agua. En consecuencia, penetra menor cantidad de

$CO_2$ en la hoja, se libera menor cantidad de oxígeno y se produce la fotorrespiración. Ésta reduce el ritmo de crecimiento de muchos vegetales, especialmente en días claros y calurosos. De manera general, la fotorrespiración reduce la fijación neta de carbono, pues libera una gran cantidad de $CO_2$ hacia la atmósfera, que, de otro modo, se fijaría en azúcares. En términos más familiares, es como si recogiéramos azúcar en una caja que tiene un agujero en su interior, por el que se escapa parte del azúcar.

Al convertir de nuevo parte del carbono fijado en $CO_2$, la fotorrespiración derrocha una fracción significativa del ATP y NADPH producidos por las reacciones luminosas. De forma indirecta y en términos de productividad, consume minerales, agua, luz y cualquier otro recurso necesario para la vida y reproducción del vegetal. En un medio en el que uno o más recursos escasean, un vegetal que despilfarra el 50% del carbono susceptible de fijación podría tener dificultades para sobrevivir por sí solo, y un vegetal más eficaz lo superaría fácilmente en la competencia por los recursos necesarios.

La rubisco ha existido durante al menos dos mil millones de años y se convirtió en la enzima para la fijación de carbono en un momento en el que la atmósfera carecía de oxígeno libre o apenas tenía alguno. El hecho de que la enzima presente una función oxigenasa es un accidente histórico, que sólo adquirió importancia cuando la concentración de $O_2$ se incrementó de forma gradual como resultado de la acción de los organismos fotosintéticos. Evidentemente, no hay mutación que cambie la enzima para eliminar la fotorrespiración sin perder la fijación de carbono, pues en la larga historia de la competencia y selección natural, seguramente tal mutación se habría producido. El vegetal resultante habría ostentado una ventaja selectiva enorme y habría conquistado rápidamente la mayoría de entornos (*véase* el cuadro *Evolución* en la página anterior).

En un futuro, podría ser posible que la Ingeniería Genética diseñara una rubisco con muy poca oxigenasa o ninguna, con la consecuente doble eficacia fotosintética en los vegetales. Una computadora que pudiera simular el efecto de determinadas mutaciones en la estructura y función enzimáticas podría demostrar qué cambios específicos en los aminoácidos producirían la rubisco sin la función oxigenasa y con una potente función carboxilasa.

## La ruta $C_4$ limita la pérdida de carbono provocada por la fotorrespiración

Recordemos que la fotosíntesis evolucionó primero en las bacterias y luego en las algas, en el agua, donde los niveles de luz y temperatura predominantes eran moderados. En la tierra, los vegetales podrían haberse enfrentado a la ausencia de agua, mayores niveles de luz y temperaturas más extremas. Estas condiciones ambientales provocan el cierre de los estomas, que ayuda a las plantas a evitar la pérdida de agua, pero que, además, entorpece la fotosíntesis al impedir que el $CO_2$ penetre en las hojas. Cuando los estomas se cierran, la concentración de $CO_2$ en las hojas disminuye como resultado de la actividad del ciclo de Calvin, mientras que la concentración de $O_2$ aumenta como resultado de las reacciones luminosas. En estas condiciones, la rubisco tiende a añadir $O_2$ a otras moléculas en lugar de añadir $CO_2$, provocando un aumento de la fotorrespiración y una disminución de la fotosíntesis.

Los vegetales que consumen energía en la fotorrespiración también consumen recursos, como agua y nutrientes minerales. La selección natural favorecerá cualquier cambio que ayude a que la fotosíntesis pueda producirse en condiciones de calor y de sol intenso. Entre las plantas con flores, un número de Monocotiledóneas tropicales, así como algunas Dicotiledóneas, cuentan con un proceso sumado al ciclo de Calvin: la *ruta $C_4$*. La **ruta $C_4$** une el $CO_2$ en compuestos de cuatro carbonos, que se utilizan entonces para proporcionar una concentración incrementada de $CO_2$ al ciclo de Calvin. Los científicos descubrieron la ruta $C_4$ en la década de 1960, cuando advirtieron que el primer producto de la fijación de carbono en la caña de azúcar era una molécula de cuatro carbonos, de ahí el término $C_4$ (*véase* Figura 8.12).

La ruta $C_4$ evita o limita la fotorrespiración, pues la enzima de fijación de carbono, conocida como PEP carboxilasa, fija únicamente $CO_2$ y no $O_2$. A diferencia de la rubisco, la PEP carboxilasa sigue enlazando el $CO_2$ con compuestos de carbono, incluso cuando la concentración de $CO_2$ en la hoja es exigua.

Las plantas que presentan la ruta $C_4$ se conocen como **plantas $C_4$**, y son típicas de los Trópicos, de regiones áridas y de medios calurosos, secos y soleados. Las plantas que sólo llevan a cabo el ciclo de Calvin para la fijación de carbono se conocen como **plantas $C_3$**. La mayoría de las plantas $C_4$ presentan una anatomía foliar diferente a la de las plantas $C_3$, una diferencia substancial para la realización de la ruta $C_4$. En las plantas $C_3$, el ciclo de Calvin se produce en todas las células fotosintéticas, mientras que, en las hojas de las plantas $C_4$, se suele producir únicamente en las células envolventes del haz, que se muestran en forma de una prominente capa única o doble, que rodea cada nervio foliar (Figura 8.12a y b). Esta disposición en forma de anillo se suele denominar *anatomía kranz* (de la palabra ale-

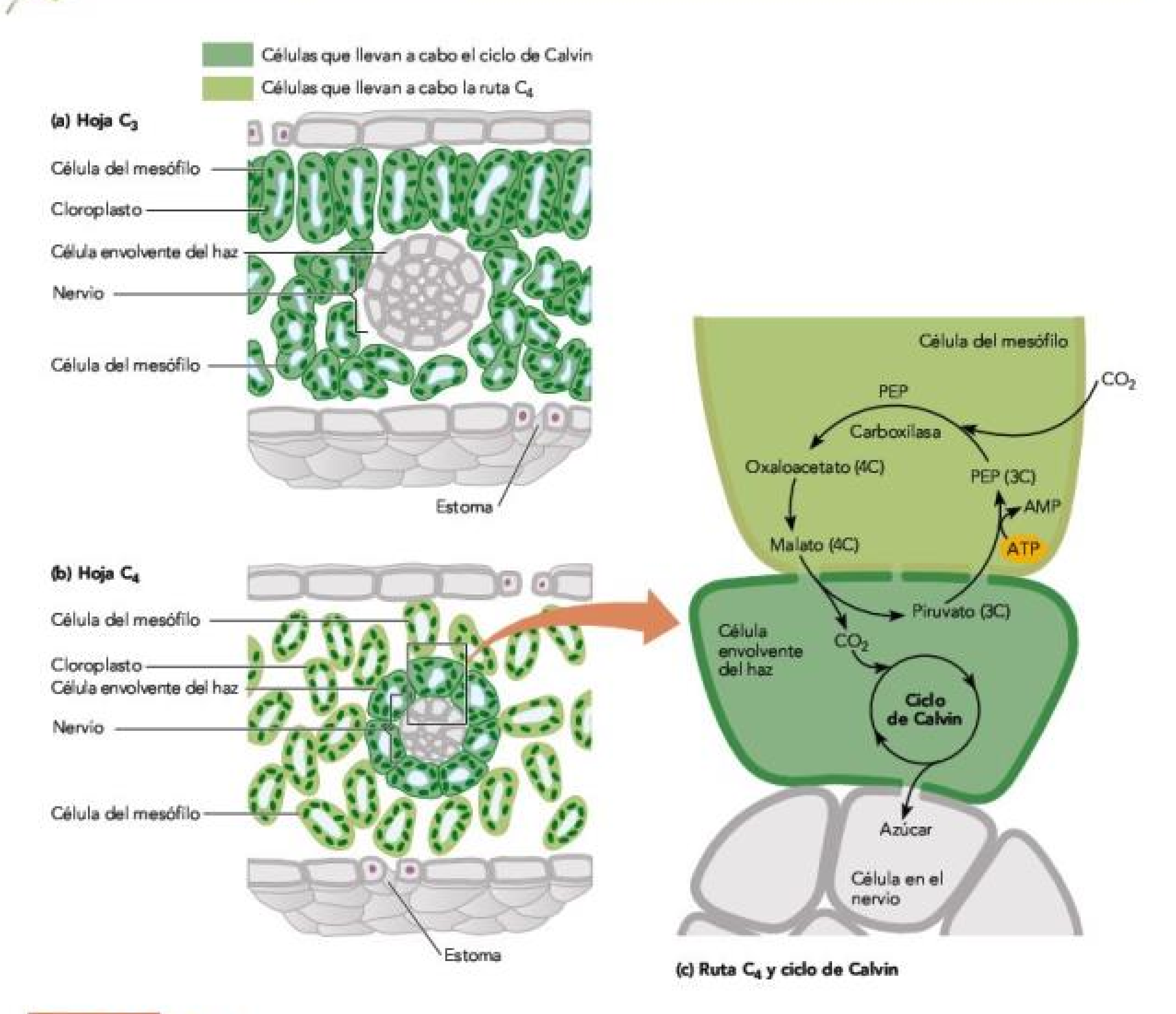



**Figura 8.12.** Ruta $C_4$.

La ruta $C_4$ enlaza $CO_2$ con compuestos de cuatro carbonos, que se utilizan a continuación para proporcionar $CO_2$ al ciclo de Calvin. (**a**) En las plantas $C_3$, las células del mesófilo llevan a cabo el ciclo de Calvin. Las células envolventes del haz, si las hay, son de pequeño tamaño. (**b**) En las plantas $C_4$, el ciclo de Calvin tiene lugar en células envolventes del haz visibles, que rodean cada nervio, mientras que las células del mesófilo llevan a cabo la ruta $C_4$, aportando carbono a las células envolventes del haz que realizan el ciclo de Calvin. (**c**) En la ruta $C_4$, la enzima que se encarga de fijar el carbono es la PEP carboxilasa. La ruta $C_4$ en las células del mesófilo aporta grandes concentraciones de $CO_2$ a las células envolventes del haz para el ciclo de Calvin.

mana *kranz*, que quiere decir «corona» o «halo»). Todas las células del mesófilo de una hoja $C_4$ utilizan únicamente la ruta $C_4$. Estas células del mesófilo alimentan las células envolventes del haz con el $CO_2$ contenido en los compuestos orgánicos, donde se libera y vuelve a fijarse mediante el ciclo de Calvin. Por tanto, las células envolventes del haz poseen grandes concentraciones de $CO_2$, lo que permite que la rubisco fije $CO_2$ en lugar de $O_2$.

Aparentemente, la ruta $C_4$ evolucionó varias veces en las plantas. Se produce en más de 19 familias de plantas con flores. Numerosos cereales y otras gramíneas son plantas $C_4$, pero la ruta también existe en algunas Dicotiledóneas. Como podemos ver en la Figura 8.12c, la enzima PEP carboxilasa fija $CO_2$ en las células del mesófilo de las plantas $C_4$. La mayor eficacia de esta enzima en la fijación de carbono es más apreciable cuando hay una baja concentra-

ción de $CO_2$, momento en el que la rubisco tendería a unir $O_2$ con otras moléculas. La PEP carboxilasa une bicarbonato con el PEP (fosfoenolpiruvato) para fabricar oxaloacetato. Este ácido de cuatro carbonos se suele convertir en malato mediante un proceso que utiliza NADPH de las reacciones luminosas. El malato, o aspartato en algunas plantas, se desplaza hacia el interior de las células envolventes del haz a través de los plasmodesmos. Éstas lo rompen en piruvato, un metabolito típico en las células, regenerando así el $CO_2$ y el NADPH. El piruvato, o alanina en algunos vegetales, vuelve entonces a las células del mesófilo, donde el PEP es regenerado por la acción enzimática.

La ruta $C_4$ podría parecer un proceso relativamente ineficaz, pues se necesita ATP para convertir el piruvato en PEP, además de las tres moléculas de ATP utilizadas en el ciclo de Calvin. Pese a su ineficacia, la ruta $C_4$, en combinación con el ciclo de Calvin, supera los resultados del ciclo de Calvin por sí solo en días calurosos y soleados en los que la fotosíntesis es rápida y la concentración de $CO_2$ en las hojas puede disminuir (Figura 8.13). Cuando las temperaturas son más frías y aumenta la concentración de $CO_2$, el ciclo de Calvin por sí solo (ruta $C_3$) es más eficaz en términos energéticos, ya que necesita menos ATP.

La eficacia relativa de las plantas $C_4$ puede demostrarse mediante un experimento de competencia. Se coloca trigo (*Triticum aestivum*), una planta $C_3$, en un recipiente cerrado en competencia con maíz (*Zea mays*), una planta $C_4$. La PEP carboxilasa, o enzima $C_4$, es mucho más eficaz en la fijación de carbono que la rubisco. Por consiguiente, la planta $C_4$ absorbe la mayor parte del $CO_2$ presente en el aire, el $CO_2$ procedente de la fotorrespiración de la planta $C_3$ y el $CO_2$ procedente de la respiración de la planta $C_3$. Antes de que transcurra mucho tiempo, la planta $C_4$ florece, y la planta $C_3$ muere. Si las plantas estuvieran en recipientes separados, ambas sobrevivirían. Otro ejemplo típico de cómo supera una planta $C_4$ a una planta $C_3$ se observa en la planta $C_4$ digitaria (*Digitaria sanguinalis*), que crece más que otras hierbas $C_3$ más deseables, como la poa de los prados (*Poa pratensis*), en días estivales calurosos y secos.

La atmósfera terrestre presenta una concentración actual de $CO_2$ de 365 partes por millón (ppm), o del 0,0365%. La tasa máxima de fotosíntesis de las plantas $C_4$ es de unos 50 ppm (0,005%) de $CO_2$. Incluso en días calurosos con una intensidad de luz elevada, la fotosíntesis alcanza tasas máximas en las hojas de estas plantas. Generalmente, las plantas $C_3$ aumentan su tasa de fotosíntesis cuando la concentración de $CO_2$ se eleva hasta 500 ppm (0,05%) y más, en algunos casos. Este aumento se debe al hecho de que el incremento de la concentración de $CO_2$ en las hojas disminuye la tasa de fotorrespiración.

## Las plantas CAM almacenan $CO_2$ en un ácido $C_4$ durante la noche para utilizarlo durante el día en el ciclo de Calvin

Algunos vegetales presentan una variación de la ruta $C_4$, denominada **metabolismo ácido de crasuláceas** (**CAM**), mediante el que toman $CO_2$ durante la noche utilizando la ruta $C_4$, y luego llevan a cabo el ciclo de Calvin durante el día (Figura 8.14). El nombre se debe a la familia de las Crasuláceas (*Crassulaceae*), plantas suculentas del desierto

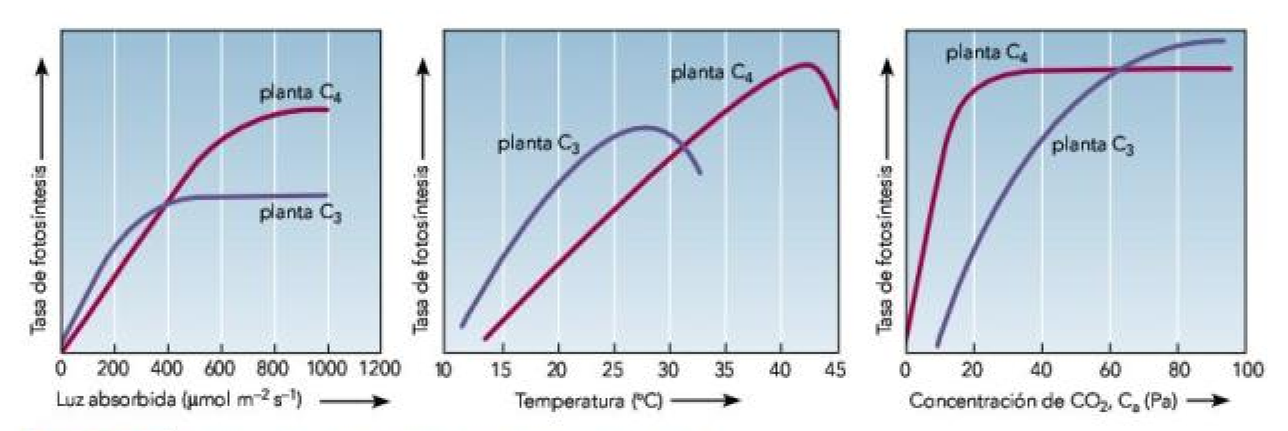
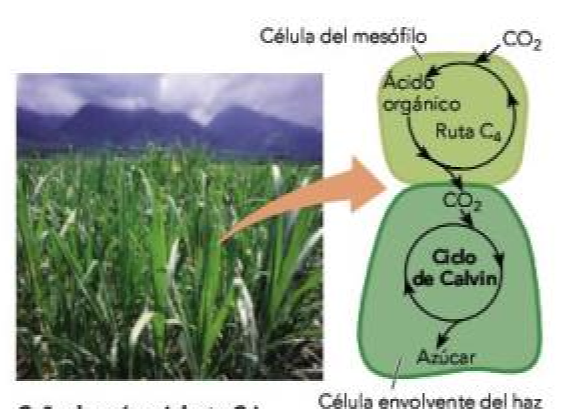
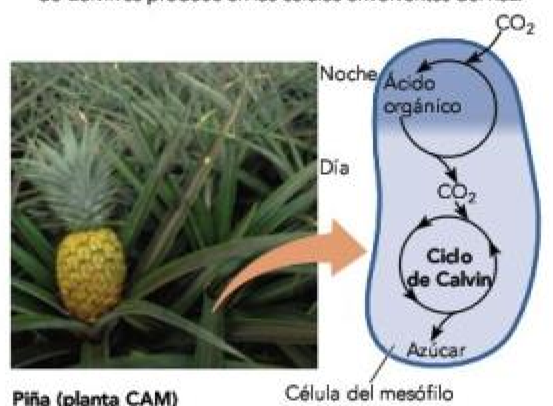



**Figura 8.13.** **Las plantas $C_4$ son más eficaces que las plantas $C_3$.**
Cuando la intensidad de la luz o la temperatura es alta, o cuando la concentración de $CO_2$ es escasa, las plantas $C_4$ son mucho más eficaces que las plantas $C_3$ en la fotosíntesis y, por tanto, en la utilización del agua y minerales. Estas condiciones son típicas de los desiertos y praderas de clima templado.




**Caña de azúcar (planta $C_4$)**

**(a)** Las plantas $C_4$, como la caña de azúcar, realizan la ruta $C_4$ y el ciclo de Calvin simultáneamente durante el día. La ruta $C_4$ se lleva a cabo en las células del mesófilo, mientras que el ciclo de Calvin se produce en las células envolventes del haz.




**Piña (planta CAM)**

**(b)** Las plantas CAM, como la piña, llevan a cabo la ruta $C_4$ durante la noche, lo que permite la acumulación de ácidos orgánicos en la vacuola. Durante el día, estos ácidos orgánicos se utilizan para proporcionar $CO_2$ al ciclo de Calvin. La ruta CAM permite a las plantas mantener los estomas cerrados en días calurosos y secos, mientras utilizan el $CO_2$ acumulado durante la noche anterior para la fotosíntesis.

**Figura 8.14.** Comparación entre las plantas $C_4$ y las plantas CAM.

en las que se descubrió por primera vez el proceso. Al igual que las plantas $C_4$, las **plantas CAM** habitan en regiones donde las altas temperaturas obligan a cerrar los estomas durante el día para evitar una pérdida excesiva de agua. Las plantas CAM y las plantas $C_4$ se diferencian por el lugar y el momento en los que llevan a cabo la ruta $C_4$ y el ciclo de Calvin. En las plantas $C_4$, ambos procesos se producen simultáneamente, pero en lugares diferentes: la ruta $C_4$ en las células del mesófilo, y el ciclo de Calvin en las células envolventes del haz (Figura 8.14a). Por el contrario, las plantas CAM realizan ambos procesos en las células del mesófilo, pero en diferentes momentos: la ruta $C_4$ durante la noche y el ciclo de Calvin durante el día. Por la noche, cuando el ambiente es frío, las células del mesófilo utilizan la ruta $C_4$ para unir temporalmente $CO_2$ en malato en el interior de las vacuolas (Figura 8.14b). Durante el día, el malato se transfiere a los cloroplastos y se convierte en piruvato y $CO_2$, activando el ciclo de Calvin. Durante el día, las plantas CAM utilizan de forma rápida el $CO_2$ almacenado durante la noche, por lo que la producción general fotosintética es menor que en otras plantas.

Al igual que la ruta $C_4$, el CAM ha surgido en varias ocasiones en la evolución de las plantas. El medio idóneo para las plantas CAM cuenta con altas temperaturas durante el día, gran intensidad de luz y poca disponibilidad de agua. Actualmente, las CAM representan 18 familias vegetales o más, en su mayoría Dicotiledóneas. Algunos ejemplos de plantas no suculentas son las piñas y ciertas plantas vasculares sin semillas, incluidos algunos helechos.

## Repaso de la sección

1. **¿Cuáles son las reacciones principales que se producen en el ciclo de Calvin?**
2. **Describe la diferencia entre las rutas $C_3$ y $C_4$.**
3. **Compara y contrasta las plantas $C_4$ y las CAM.**

# RESUMEN

## Introducción a la fotosíntesis

**La fotosíntesis produce alimentos, bloques de construcción moleculares y $O_2$, sustentando así la práctica totalidad de la vida sobre la Tierra (págs. 201-202)**

Las plantas, algas y bacterias fotosintéticas son fotoautótrofos y obtienen toda la energía a partir de la fotosíntesis. La mayoría de los organismos no fotosintéticos son heterótrofos y dependen completamente de otros organismos para procurarse las moléculas orgánicas. La fotosíntesis proporciona los bloques de construcción de la vida y la sustenta al liberar oxígeno.

**La fotosíntesis utiliza energía luminosa para convertir $CO_2$ y $H_2O$ en azúcares (págs. 200-201)**
Las reacciones luminosas toman electrones del agua y utilizan la luz solar absorbida por la clorofila para energizarlos. La energía solar se utiliza primero para producir ATP, y luego para depositar electrones ricos en energía en el NADPH. La clorofila y otras moléculas receptoras de luz se encuentran en los tilacoides de los cloroplastos. El ciclo de Calvin utiliza el ATP y NADPH de las reacciones luminosas, así como $CO_2$, para producir azúcares de tres carbonos.

**Los procesos de fotosíntesis y respiración son interdependientes (págs. 203-204)**
En la fotosíntesis, el Sol energiza los electrones del $H_2O$, y éstos se unen al $CO_2$ para formar azúcares. En la respiración, los carbonos de los azúcares se utilizan para fabricar $CO_2$, mientras que la energía del azúcar se transfiere al ATP y los electrones, desprovistos de energía, se añaden al $O_2$ para producir $H_2O$.

## La conversión de energía solar en energía química se produce mediante reacciones luminosas

**La clorofila es la molécula principal para la absorción de luz durante la fotosíntesis (págs. 204-206)**
La clorofila y otros pigmentos que absorben la luz se encuentran en el interior de las membranas tilacoides de los cloroplastos. La clorofila utiliza luz azul y roja, pero transmite la verde.

**La energía luminosa promueve la fotosíntesis en zonas denominadas fotosistemas (págs. 206-207)**
La energía solar energiza los electrones presentes en la clorofila dentro de unidades de recogida de luz, denominadas fotosistema I y fotosistema II. Estos fotosistemas se sitúan por todas las membranas tilacoides de manera repetida. Las reacciones luminosas capturan cerca de una tercera parte de la luz solar que absorbe la clorofila.

**Las reacciones luminosas producen $O_2$, ATP y NADPH (págs. 207-209)**
En las reacciones luminosas, el flujo de electrones se dirige primero del agua a la molécula de clorofila *a* en el fotosistema II, donde se energiza el electrón y se transfiere a un receptor. El electrón pierde energía gradualmente, que es transferida al ATP. El electrón desprovisto de energía se transfiere a una clorofila en el fotosistema I, donde se energiza y se transfiere al NADPH.

**En las reacciones luminosas, el ATP se sintetiza utilizando energía de la ósmosis química (págs. 207-208)**
Entre el fotosistema II y el fotosistema I, una cadena de transporte de electrones utiliza la energía luminosa para bombear iones de $H^+$ a través de la membrana tilacoide. Algunos iones de $H^+$ liberan energía al retroceder a través de la membrana tilacoide y a través de la enzima ATP sintasa, un proceso denominado *ósmosis química*. La ATP sintasa utiliza la energía de la ósmosis química para producir ATP mediante fosforilación.

## La conversión del $CO_2$ en azúcares se produce a través del ciclo de Calvin

**El ciclo de Calvin utiliza el ATP y NADPH de las reacciones luminosas para obtener fosfatos de azúcar a partir de $CO_2$ (págs. 211-213)**
El ciclo de Calvin, que se produce en el estroma de los cloroplastos, utiliza $CO_2$ del aire y ATP y NADPH de las reacciones luminosas, para producir azúcares. Después de tres recorridos del ciclo, se ha añadido suficiente $CO_2$ para producir una molécula de G3P, que se utiliza a su vez para fabricar otros azúcares.

**El ciclo de Calvin es relativamente ineficaz en la conversión de $CO_2$ en azúcares (págs. 213)**
La máxima eficacia teórica de la fotosíntesis en la síntesis de azúcares es de un 35%, pero la eficacia real está entre un 1% y un 4%, en parte debido a que el ciclo de Calvin podría gastar hasta la mitad del carbono que fija.

**La enzima rubisco funciona también como una oxigenasa, lo cual da lugar a la fotorrespiración (págs. 213-215)**
Rubisco, la enzima para la fijación de carbono en el ciclo de Calvin, es la proteína más abundante de la Tierra. Con una temperatura elevada y una concentración de $CO_2$ baja, la rubisco enlaza el oxígeno. Cuando se enlaza oxígeno, no se fija carbono y se liberan dos carbonos en forma de $CO_2$, un proceso denominado *fotorrespiración*. En días claros y calurosos, la rubisco puede ser responsable de la pérdida de carbono tanto como lo es en otras circunstancias de su fijación.

**La ruta $C_4$ limita la pérdida de carbono provocada por la fotorrespiración (págs. 189-191)**
La ruta $C_4$ añade $CO_2$ a un compuesto de tres carbonos para producir un oxaloacetato de cuatro carbonos. La anatomía de una planta $C_4$ cede la labor de la ruta $C_4$ a las células del mesófilo, y la de la ruta $C_3$ a las células envolventes del haz, que rodean los haces vasculares foliares. El malato de las células se mueve hacia el interior de las células envolventes del haz, donde se rompe en piruvato y $CO_2$. Por tanto, se aporta una elevada concentración de $CO_2$ al ciclo de Calvin, reduciendo la fotorrespiración. Las plantas $C_4$ son especialmente eficaces en días calurosos y soleados, en los que la concentración de $CO_2$ en las hojas es escasa y la concentración de $O_2$ es alta.

**Las plantas CAM almacenan $CO_2$ en un ácido $C_4$ durante la noche para utilizarlo durante el día en el ciclo de Calvin (págs. 217-218)**
Algunas plantas suculentas desérticas presentan una variación de la ruta $C_4$, que se denomina *metabolismo ácido de crasuláceas* (*CAM*). Al tomar $CO_2$ durante la noche mediante la ruta $C_4$ y utilizarlo en el ciclo de Calvin durante el día, pueden mantener los estomas cerrados durante los días calurosos.

## Cuestiones de repaso

1. ¿Por qué es importante la fotosíntesis para la vida en el planeta?
2. Explica por qué la fotosíntesis y la respiración son interdependientes.
3. Describe la labor de la clorofila en la fotosíntesis.
4. Describe cómo captura un fotosistema la energía luminosa.
5. ¿Cuáles son los productos resultantes de las reacciones luminosas y del ciclo de Calvin?
6. ¿Por qué las reacciones luminosas y el ciclo de Calvin son interdependientes?
7. Describe la ruta de un electrón a través de las reacciones luminosas. ¿Dónde comienza y dónde termina cada electrón?
8. Explica cómo se sintetiza ATP durante las reacciones luminosas.
9. ¿De qué manera el ciclo de Calvin provee bloques de construcción para fabricar moléculas más complejas?
10. Explica por qué el proceso de fabricación de fosfatos de azúcar es un ciclo.
11. Explica de qué forma está implicada la rubisco en la fotorrespiración.
12. ¿Qué diferencia hay entre una oxigenasa y una carboxilasa?
13. ¿En qué se diferencia la anatomía de una hoja $C_3$ de la de una hoja $C_4$?
14. ¿Qué tipo de medios favorece la existencia de plantas $C_4$? ¿Por qué?
15. Compara y contrasta las plantas $C_4$ y las plantas CAM.

## Cuestiones para reflexionar y debatir

1. ¿Qué formas de vida crees que habrían existido 6.000 millones de años después de la formación de la Tierra si no se hubiera desarrollado la fotosíntesis? ¿Qué formas de vida prevés que existirían si los organismos fotosintéticos fuesen los únicos que evolucionaran?
2. Imagina que la Tierra se calienta y presenta una enorme concentración de $CO_2$ jamás alcanzada durante los próximos 500 millones de años. ¿Qué tipo de vegetales podrían evolucionar?
3. Si un asteroide impactase sobre la Tierra, provocando una densa nube de polvo que disminuyese la tasa de fotosíntesis en un 90%, ¿qué repercusiones inmediatas y a largo plazo crees que habría en las poblaciones de animales y vegetales?
4. Imagina que eres el dueño de un invernadero que produce verduras y hortalizas. ¿Sería rentable que aumentaras la concentración de $CO_2$ en la atmósfera del invernadero? Justifica tu respuesta.
5. Algunos estudios científicos han revelado que al pulverizar metanol ($CH_3OH$) sobre las plantas se incrementa la fijación de carbono en la fotosíntesis. ¿Qué es lo que sucede?
6. A partir del estudio de la entrada y salida de $CO_2$, $O_2$, $H_2O$, ATP, NADPH y glucosa, dibuja un diagrama de flujo que ilustre la interdependencia de la respiración, las reacciones luminosas de la fotosíntesis y las reacciones de fijación de carbono (ciclo de Calvin) con la fotosíntesis. Sugerencia: comienza dibujando tres rectángulos uno al lado del otro y titúlalos, de izquierda a derecha, «reacciones luminosas», «ciclo de Calvin» y «respiración». A continuación, puedes indicar los procesos que se producen dentro de cada cuadro y los productos químicos que fluyen de un cuadro al otro, interconectando los procesos.

## Conexión evolutiva

Los biólogos sostienen que los primeros organismos vivos de la Tierra, hace entre 3.800 y 4.000 millones de años, eran quimioheterótrofos que utilizaban las moléculas orgánicas formadas en la atmósfera terrestre y en los océanos mediante procesos químicos no biológicos, y que la fotosíntesis evolucionó más tarde, cuando el suministro de estos compuestos orgánicos se vio mermado. De acuerdo con tus conocimientos sobre los procesos implicados, ¿crees que primero evolucionó la fotofosforilación no cíclica y después la cíclica, o a la inversa? Razona y defiende tu respuesta.

## Para saber más

Hessayon, G. D. *Plantas de interior. Manual de cultivo y conservación.* Barcelona: Editorial Blume, 1982-1985. El secreto para que las plantas de interior estén felices es una correcta iluminación.

Hobhouse, Henry. *Seeds of Change: Five Plants That Transformed Mankind.* New York: HarperCollins Publishers, 1999. La caña de azúcar es una de estas cinco influyentes plantas.

9

# Respiración



«Col fétida» (*Lysichiton americanum*).

## Introducción a la nutrición

Todos los seres vivos necesitan fuentes de energía y de carbono

Las plantas utilizan la fotosíntesis para almacenar la energía luminosa, en forma de azúcares, y la respiración para transferir la energía de los azúcares al ATP

La ruptura del azúcar para liberar energía puede producirse con o sin oxígeno

## Respiración

La glicólisis divide cada azúcar de seis carbonos en dos moléculas de piruvato

El ciclo de Krebs genera $CO_2$, NADH, $FADH_2$ y ATP

La cadena de transporte de electrones y la fosforilación oxidativa transfieren la energía de los electrones ricos en energía del NADH y $FADH_2$ al ATP

La respiración presenta un elevado rendimiento energético

En algunos vegetales, la cadena de transporte de electrones puede generar un exceso de calor

Los vegetales, a diferencia de los animales, pueden convertir los ácidos grasos en glucosa

## Fermentación

En ausencia de oxígeno, el piruvato generado por la glicólisis se convierte en etanol o lactato

Algunas industrias importantes dependen de la fermentación

La fermentación presenta un rendimiento energético bajo, en comparación con la respiración

La energía es esencial para llevar a cabo las funciones bioquímicas y fisiológicas necesarias para la vida, tanto para construir los organismos, como para mantenerlos. No en vano, los organismos vivos son islas de orden en un universo que, en general, cada vez es más desordenado. Los organismos vivos utilizan ATP y transportadores de energía, como NADH, NADP y $FADH_2$, para facilitar las reacciones químicas. Los organismos no fotosintéticos dependen de los organismos fotosintéticos para procurarse las moléculas orgánicas que pueden romperse para obtener la energía.

En la fotosíntesis, los vegetales fabrican ATP en las reacciones luminosas, el cual utilizan en su totalidad en el ciclo de Calvin. En consecuencia, aunque los vegetales y otros organismos fotosintéticos puedan fabricar su propio alimento, han de romper además ese alimento para producir ATP y transportadores de electrones, ambos necesarios para construir y mantener su estructura. A diferencia de la fotosíntesis, que precisa luz y, por tanto, se produce durante el día, la ruptura del azúcar y otras moléculas relativas para la obtención de energía metabólica puede producirse en cualquier momento.

El medio puede influir considerablemente en la cantidad de energía metabólica que un organismo debe utilizar para sobrevivir. Como resultado de su composición bioquímica, los organismos vivos pueden tolerar sólo un rango limitado de temperaturas. Numerosos medios presentan temperaturas estacionales extremas, por encima o por debajo de las que son óptimas para la vida. Un abanico de diferentes estructuras, mecanismos fisiológicos y comportamientos han evolucionado para permitir a los organismos sobrevivir en presencia de temperaturas extremas.

Como aprenderemos en este capítulo, el proceso de ruptura del azúcar para transferir la energía al ATP no es del todo eficiente. Siempre se pierde parte de la energía en forma de calor. Algunos animales, como los mamíferos y las aves, mantienen una temperatura corporal constante, reteniendo este calor, y utilizan el pelaje, las plumas y la grasa corporal como materiales aislantes. Cuando las condiciones son muy frías, producen una cantidad de calor corporal mayor rompiendo más azúcar y, a su vez, el ATP resultante. En algunos casos, utilizan una ruta alternativa para romper el azúcar, al tiempo que liberan toda la energía en forma de calor.



Un falo amorfo titánico indonesio (*Amorphophallus titanum*) en el jardín botánico británico de Kew Gardens.

A diferencia de los mamíferos y aves, la temperatura de los vegetales, así como la de los reptiles, anfibios y peces, se asemeja a la del medio circundante. Dichos organismos son mucho menos activos a la hora de utilizar la energía metabólica para controlar la temperatura. Por ejemplo, los vegetales detienen la fotosíntesis y la respiración cuando las temperaturas son muy frías. Pueden perder sus hojas e, incluso, entrar en un estado de dormancia, durante el cual el metabolismo es más lento o se suspende hasta que se reestablece la temperatura adecuada.

Aunque los vegetales no mantienen una temperatura vegetal constante, unos pocos pueden mantener una temperatura considerablemente más caliente que la del aire que los rodea generando calor en lugar de producir ATP. Algunas especies vegetales utilizan el calor para derretir la nieve y el hielo, lo que permite que el vegetal se beneficie de los días soleados, pero fríos, del comienzo de la primavera. En otras plantas, como el falo amorfo titánico, el calor evapora moléculas olorosas presentes en las flores, atrayendo así a determinados organismos polinizadores.

El falo amorfo titánico y otras «plantas calientes» son ejemplos poco frecuentes de cómo los vegetales utilizan la energía producida por la respiración. En este capítulo, examinaremos cómo los vegetales utilizan la respiración para obtener ATP y calor de los azúcares producidos en la fotosíntesis, así como de otros compuestos orgánicos. Durante la respiración, estas moléculas orgánicas se rompen en $CO_2$ y $H_2O$ en presencia de oxígeno, liberando energía que bien se transfiere al ATP, bien se emite en forma de calor. También estudiaremos una ruta metabólica alternativa, conocida como *fermentación*, que ocasionalmente se produce en las plantas y en otros organismos en ausencia de oxígeno.

# Introducción a la nutrición

Los procesos mediante los cuales un organismo toma y utiliza sustancias alimenticias se conocen en conjunto como **nutrición**. Una vez que se produce el alimento, ha de romperse mediante una serie de reacciones bioquímicas, con el fin de liberar la energía que contiene. En los vegetales, animales y hongos, la respiración es el proceso que rompe los azúcares en $CO_2$ y $H_2O$, en presencia de oxígeno, al tiempo que utiliza la energía liberada para fabricar ATP y calor.

## Todos los seres vivos necesitan fuentes de energía y de carbono

Los organismos necesitan carbono y energía para crear compuestos orgánicos, los cuales forman la base estructural y energética de la vida tal y como la conocemos. Según la fuente de carbono que utilicen, los organismos pueden clasificarse en autótrofos o heterótrofos (Tabla 9.1). Las plantas son organismos autótrofos, que obtienen el carbono del $CO_2$ y lo utilizan para fabricar sus propios compuestos orgánicos. Los animales son organismos heterótrofos, que han de obtener el carbono consumiendo compuestos orgánicos de otros organismos.

Tanto los seres autótrofos como los heterótrofos pueden clasificarse, a su vez, según la fuente de energía que utilizan. Las plantas y la mayoría del resto de los organismos autótrofos y fotosintéticos son conocidos como *fotoautótrofos*, pues obtienen la energía de la luz. Los autótrofos no fotosintéticos, que engloban unos pocos tipos de procariotas, se conocen como *quimioautótrofos*, pues obtienen la energía de compuestos químicos inorgánicos, y no de la luz. La mayor parte de los heterótrofos, incluidos los seres humanos, obtienen la energía y el carbono a partir de compuestos orgánicos, lo que significa que somos **quimioheterótrofos**. Algunos heterótrofos, entre los cuales se encuentran unos pocos tipos de procariotas, son **fotoheterótrofos**, es decir, obtienen la energía de la luz, pero el carbono a partir de compuestos orgánicos.

Además del carbono, la mayoría de los organismos, ya sean autótrofos o heterótrofos, necesitan nutrientes minerales y moléculas orgánicas específicas, como las vitaminas. Con todo, sólo las plantas y otros organismos autótrofos son capaces de fabricar sus propias moléculas orgánicas.

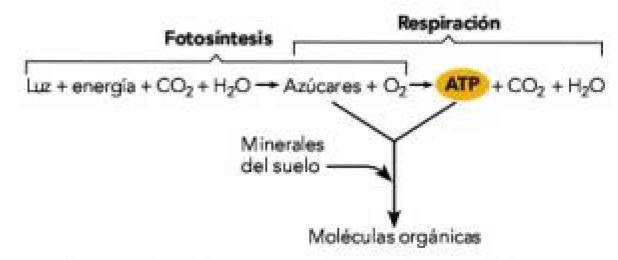
## Las plantas utilizan la fotosíntesis para almacenar la energía luminosa, en forma de azúcares, y la respiración para transferir la energía de los azúcares al ATP

Al igual que todos los organismos, las plantas y otros organismos fotosintéticos llevan a cabo la respiración. La Figura 9.1 nos proporciona un esquema de la relación entre la fotosíntesis y la respiración. La relación general entre ambos procesos puede describirse de la siguiente manera:

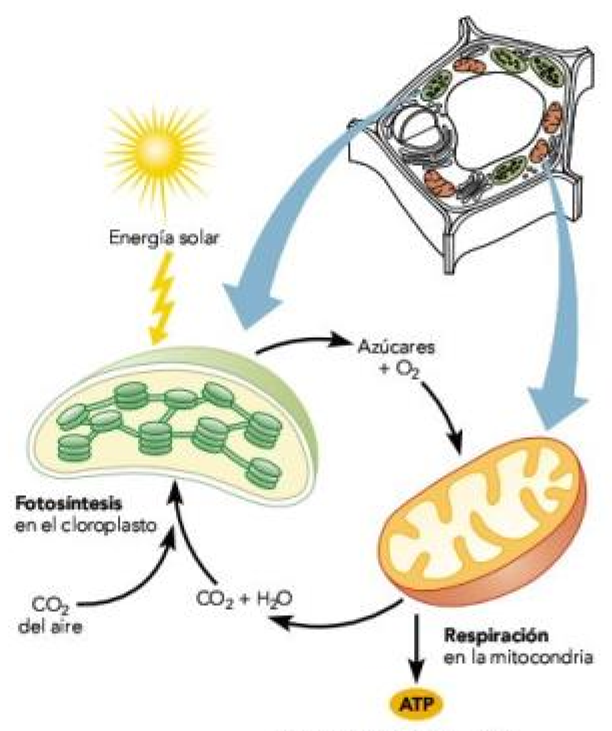
- Las plantas y otros organismos fotosintéticos recogen la energía solar para fabricar ATP y NADPH. Estas reacciones constituyen las reacciones luminosas de la fotosíntesis.
- Dichos organismos utilizan la energía del ATP y los electrones ricos en energía del NADPH para convertir el $CO_2$ en azúcares. Estas reacciones constituyen las reacciones del ciclo de Calvin de la fotosíntesis.
- Los azúcares resultantes de la fotosíntesis se combinan con minerales del suelo para fabricar un gran número de diferentes moléculas orgánicas, que se utilizan como fuente de energía y como fuente de componentes estructurales, como los esqueletos de carbono.

**Tabla 9.1. Fuentes de energía y carbono en los organismos**

| Tipo de nutrición | Fuente de energía | Fuente de carbono | Tipos de organismos |
|---|---|---|---|
| **Autótrofo** | | | |
| Fotoautótrofo | Luz | $CO_2$ | Procariotas, plantas y algas fotosintéticos |
| Quimioautótrofo | Compuestos inorgánicos | $CO_2$ | Algunos procariotas |
| **Heterótrofo** | | | |
| Fotoheterótrofo | Luz | Compuestos orgánicos | Algunos procariotas |
| Quimioheterótrofo | Compuestos orgánicos | Compuestos orgánicos | Numerosos procariotas y protistas, hongos, animales, algunas plantas parásitas |




**(a)** Resumen de la relación entre la fotosíntesis y la respiración. La fotosíntesis comienza con dióxido de carbono y agua, y la respiración finaliza con los mismos compuestos.




**(b)** Localización de la respiración y la fotosíntesis en las células vegetales. En las plantas, la fotosíntesis se produce en los cloroplastos, mientras que la respiración se produce en las mitocondrias.

**Figura 9.1.** Esquema de la respiración y la fotosíntesis.

- Si hay oxígeno disponible, el proceso de la respiración convierte algunos de los azúcares producidos por la fotosíntesis en $CO_2$ y $H_2O$, al tiempo que se libera energía en forma de calor o se transfiere al ATP.

El resultado neto de los procesos de la fotosíntesis y la respiración es la transferencia de energía luminosa al ATP y a varias moléculas orgánicas en forma de energía química.

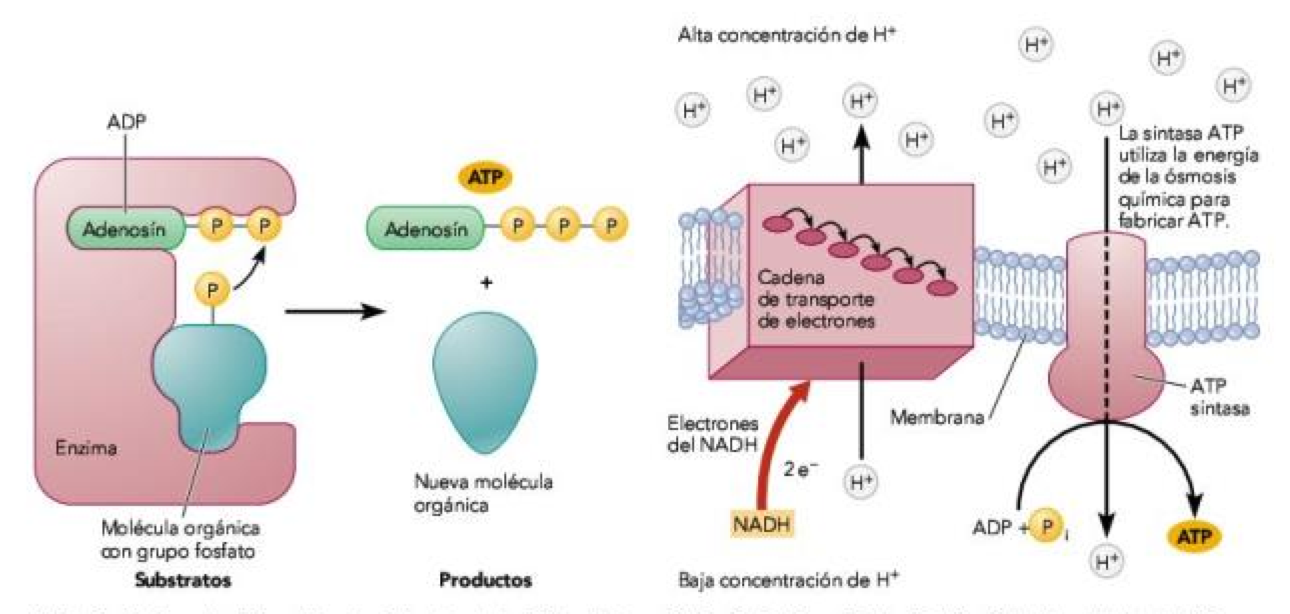
Al igual que en la fotosíntesis, la síntesis de ATP durante la respiración implica que se produzca la fosforilación, es decir, la adición de un grupo fosfato a una molécula. En el caso de la síntesis de ATP, la fosforilación es la adición de un fosfato inorgánico ($P_i$) a una molécula de ADP, para obtener ATP. La síntesis de ATP puede producirse de varias maneras. La síntesis de ATP que se produce durante la fotosíntesis se denomina *fotofosforilación*, porque es impulsada por energía luminosa. Esto es, la energía luminosa estimula el flujo de electrones a través de una cadena de transporte de electrones, que provoca el movimiento de iones de hidrógeno ($H^+$) a través de la membrana. Dicho movimiento se conoce como *ósmosis química*. La enzima ATP sintasa utiliza entonces la energía de la ósmosis química para fabricar ATP. En la respiración, el ATP se sintetiza mediante otros dos tipos de fosforilación: fosforilación a nivel de substrato y fosforilación oxidativa.

En la **fosforilación a nivel de substrato**, una enzima transfiere un grupo fosfato de una molécula fosfatada al ADP, produciendo ATP (Figura 9.2a). Este tipo de fosforilación se denomina así debido a que en ella participa una enzima que actúa sobre dos substratos: una molécula de ADP y otra molécula fosfatada. La ósmosis química y la ATP sintasa no participan de dicha fosforilación, por lo que ésta puede producirse en presencia o en ausencia de oxígeno.

La **fosforilación oxidativa** es bastante similar a la fotofosforilación, en tanto participan en ella una cadena de transporte de electrones, la ósmosis química, ATP sintasa y oxígeno (Figura 9.2b). No obstante, en la fosforilación oxidativa es la energía del NADH, y no la luminosa, la que estimula el flujo de electrones para la síntesis de ATP mediante ósmosis química. El proceso se denomina *fosforilación oxidativa* porque comienza con oxidación, o pérdida de electrones. De manera específica, el NADH pierde electrones, que pasan a la cadena de transporte de electrones, iniciando así el flujo de energía que impulsa en última instancia la síntesis de ATP.

## La ruptura del azúcar para liberar energía puede producirse con o sin oxígeno

En los vegetales, así como en todos los eucariotas restantes y en algunos procariotas, la ruptura de azúcares para la obtención de energía en forma de ATP sigue una de entre




**(a) Fosforilación a nivel de substrato.** En la síntesis de ATP mediante fosforilación a nivel de substrato, una enzima transfiere un fosfato de una molécula de substrato al ADP, formando así ATP. Puesto que este proceso sólo depende de la acción enzimática, puede producirse con o sin oxígeno.

**(b) Fosforilación oxidativa.** En la fosforilación oxidativa, la ATP sintasa produce ATP utilizando la energía de la ósmosis química —el flujo de iones de hidrógeno ($H^+$) de una región de concentración elevada a una de concentración baja—.

**Figura 9.2.** **Síntesis de ATP mediante fosforilación a nivel de substrato y fosforilación oxidativa.**

dos rutas generales. Una ruta es **aeróbica**, lo que quiere decir que utiliza oxígeno. La otra es **anaeróbica**, lo que significa que no utiliza oxígeno. Ambas rutas comienzan con una serie de reacciones enzimáticas anaeróbicas, que en conjunto se conocen como **glicólisis** (glucólisis), la cual tiene lugar en el citosol (parte fluida del citoplasma celular). La glicólisis rompe un azúcar de seis carbonos en dos moléculas de piruvato, además de producir ATP y NADPH.

La respiración es la ruta aeróbica, en la que las células en última instancia necesitan oxígeno, cuando rompen las moléculas y convierten la energía en ATP. Este proceso, que se produce en el interior de las células, se suele denominar *respiración celular*, para distinguirla de la *respiración* referida al suministro de oxígeno a las células, como en el caso de la respiración de los animales. No obstante, en términos científicos, cuando decimos *respiración* nos referimos estrictamente a la respiración celular.

La respiración comienza con la glicólisis en el citosol de la célula. El piruvato producido por la glicólisis pasa entonces al interior de la mitocondria, donde se rompe para formar un compuesto denominado *acetil coenzima A*, o *acetil CoA* (Figura 9.3). A continuación, el acetil CoA se rompe para proporcionar fragmentos de dos carbonos, que pasan a la fase de la respiración conocida como **ciclo de Krebs**. El ciclo de Krebs genera ATP mediante fosforilación a nivel de substrato. Además, proporciona los transportadores de electrones NADH y $FADH_2$ a la última fase de la respiración, que consiste en una cadena de transporte de electrones, y síntesis de grandes cantidades de ATP mediante fosforilación oxidativa. Por definición, el término *respiración* se refiere al proceso productor de energía que utiliza oxígeno. En realidad, sólo la cadena de transporte de electrones necesita oxígeno de forma directa. No obstante, el ciclo de Krebs no puede producirse si no hay oxígeno disponible para la cadena de transporte de electrones.

Si no hay oxígeno, las moléculas orgánicas se rompen mediante la ruta anaeróbica, conocida como **fermentación**, la cual se produce al completo en el interior del citosol.

En la fermentación, el piruvato se convierte en etanol o lactato, dependiendo del organismo. El proceso de fermentación lo llevan a cabo enzimas en ausencia de cadena de transporte de electrones, y el único ATP producido es la pequeña cantidad generada en la glicólisis (*véase* el cuadro *Biología de la conservación* en la página 225).

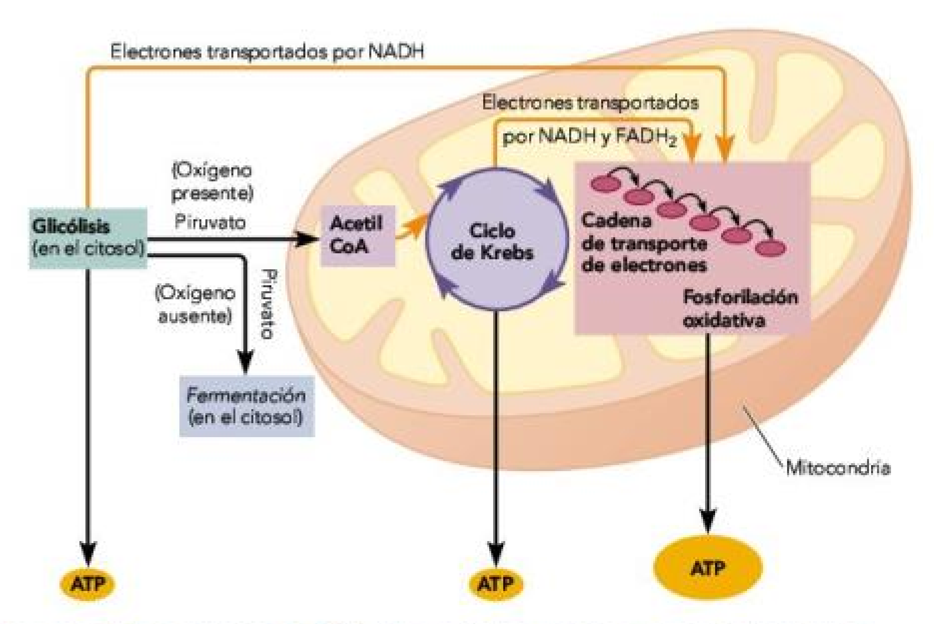



**Figura 9.3.** Esquema de la producción de ATP en la respiración y en los procesos relacionados.
La glicólisis se lleva a cabo en el citosol de la célula y produce una pequeña cantidad de ATP. Si hay oxígeno, se produce la respiración. En primer término, el piruvato procedente de la glicólisis pasa a las mitocondrias. Dentro de las mitocondrias, tienen lugar las siguientes fases de la respiración: conversión del piruvato en acetil CoA, ciclo de Krebs, cadena de transporte de electrones y fosforilación oxidativa. El ciclo de Krebs produce una pequeña cantidad de ATP. La máxima producción de ATP procede de la fosforilación oxidativa, impulsada por la ósmosis química. Si no hay oxígeno, el piruvato resultante de la glicólisis sufre un proceso de fermentación, y el único ATP que se obtiene es esa pequeña cantidad generada en la glicólisis.

### Repaso de la sección

1. **Explica de qué manera difieren los organismos en el tipo de nutrición.**
2. **Describe la relación que existe entre la fotosíntesis y la respiración.**
3. **¿En qué se diferencian la fosforilación a nivel de substrato y la fosforilación oxidativa?**
4. **¿Cuál es la diferencia entre respiración y fermentación?**

## Respiración

La respiración suele describirse teniendo en cuenta la glicólisis, el ciclo de Krebs y la cadena de transporte de electrones asociada a la fosforilación oxidativa. A continuación, describiremos la glicólisis en relación con la respiración, pues en los vegetales y en la mayoría del resto de los organismos, la respiración es más frecuente que la fermentación. Con todo, debemos tener en cuenta que la glicólisis es igualmente necesaria en la respiración y en la fermentación.

### La glicólisis divide cada azúcar de seis carbonos en dos moléculas de piruvato

El término *glicólisis* (del griego *glyco*, «dulce» o «azúcar», y *lysis*, «división»), refleja el hecho de que el proceso implica dividir los azúcares de seis carbonos en dos moléculas de piruvato, una molécula de tres carbonos (Figura 9.4). La glicólisis sigue una serie de diez reacciones, cada una catalizada por una enzima específica.

Las reacciones de la glicólisis parecen una cadena de montaje, en la que las enzimas funcionan como puntos de control metabólico. Si la actividad de una enzima se ralentiza o detiene al sufrir una inhibición, sucede igual con la cadena de montaje entera. Un buen ejemplo es la fosfofructoquinasa, la enzima que cataliza la conversión de fructosa-6-fosfato en fructosa-1,6-bifosfato. Una molécula de ATP se rompe para proporcionar la energía y el fosfato obtenidos de esta reacción. Los inhibidores de la fosfofructoquinasa contienen moléculas de compuestos como ATP, que indican que la célula posee un buen suministro de energía. Los activadores de la fosfofructoquinasa comprenden moléculas de compuestos como

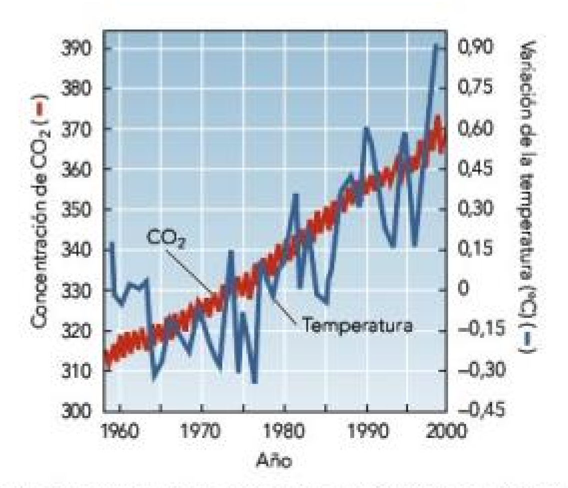


BIOLOGÍA DE LA CONSERVACIÓN

## Calentamiento global y el efecto invernadero

Los organismos vivos tienen base de carbono, consistente en moléculas orgánicas, con estructuras de carbono fabricadas originalmente por los vegetales en la fotosíntesis. Como sabemos, la respiración rompe la glucosa y otros azúcares en $CO_2$ y transfiere la energía al ATP. De hecho, cuando algún material de origen orgánico sufre una combustión, ya sea metabólica o causada por fuego, el carbono se convierte en $CO_2$.

La quema de grandes cantidades de combustibles fósiles emite a su vez grandes cantidades de $CO_2$ hacia la atmósfera. Incluso antes de la llegada de la civilización, se emitía $CO_2$ hacia la atmósfera como resultado de la actividad volcánica y de los incendios forestales. Con todo, la civilización ha incrementado la emisión de $CO_2$ con la quema de combustibles fósiles. A lo largo del siglo pasado, los científicos observaron la creciente concentración atmosférica de $CO_2$ y advirtieron un aumento de las temperaturas medias.




Este gráfico muestra el incremento constante de $CO_2$ atmosférico (en azul) y una tendencia general de calentamiento (en rojo) desde 1958.

Los científicos argumentan que las temperaturas pueden estar aumentando debido a lo que se conoce como efecto invernadero. Esta teoría sugiere que los gases acumulados en la atmósfera, como el $CO_2$, impiden que el calor se difunda hacia el espacio. En lugar de esto, el calor se refleja y vuelve hacia la superficie terrestre, elevando las temperaturas, de manera similar al modo en que un invernadero retiene el calor. Los científicos muestran su preocupación sobre la perspectiva de un calentamiento global continuo como resultado de esto. Señalan que, en este escenario, los casquetes polares se derretirían, incrementando el nivel de los océanos, y las ciudades costeras podrían acabar inundándose.

Indudablemente, las consecuencias del efecto invernadero y del calentamiento global son complejas. Aparte de la contribución humana al calentamiento global, algunos científicos opinan que las temperaturas altas podrían alternarse de manera natural con temperaturas bajas en un ciclo de cientos de miles de años. Imaginemos el siguiente escenario, propuesto por algunos investigadores:

- A medida que la concentración de $CO_2$ y la temperatura aumentan, también lo hace la fotosíntesis. La rubisco es muy eficaz en presencia de altas concentraciones de $CO_2$, y las temperaturas más elevadas estimulan el crecimiento de los vegetales de regiones templadas, e incluso subpolares.
- Como resultado del incremento global de la fotosíntesis, la concentración de $CO_2$ en la atmósfera disminuye, lo que a su vez hace que las temperaturas bajen y que la fotosíntesis global descienda. Los casquetes polares vuelven a aumentar de tamaño, y la climatología mundial se torna más fría.
- Las temperaturas más bajas provocan que los vegetales vuelvan a morir. Las bacterias degradan los vegetales, liberando otra vez una cantidad considerable de $CO_2$ hacia la atmósfera mediante la respiración. Por supuesto, esto causa un nuevo efecto invernadero, y el ciclo completo comienza de nuevo.

ADP, que revelan que la célula podría no tener suficiente ATP.

Por cada molécula de glucosa que experimenta glicólisis, se utilizan dos moléculas de ATP para llevar a cabo las reacciones, y se producen cuatro moléculas de ATP, con lo que el resultado neto es de dos moléculas de ATP. Entretanto, se forman dos moléculas de NADH. El hecho de que la glicólisis produzca ATP y NADH nos indica que dos piruvatos contienen menos calorías que una glucosa, lo que puede confirmarse utilizando un calorímetro. La glicólisis genera una cantidad aparentemente exigua de ATP y NADPH para una serie de reacciones tan larga. No obstante, las reacciones también producen compuestos intermedios que son fuente importante de moléculas orgánicas para varios procesos celulares. La glicólisis proporciona azúcares para fabricar sacarosa, la forma principal de azú-

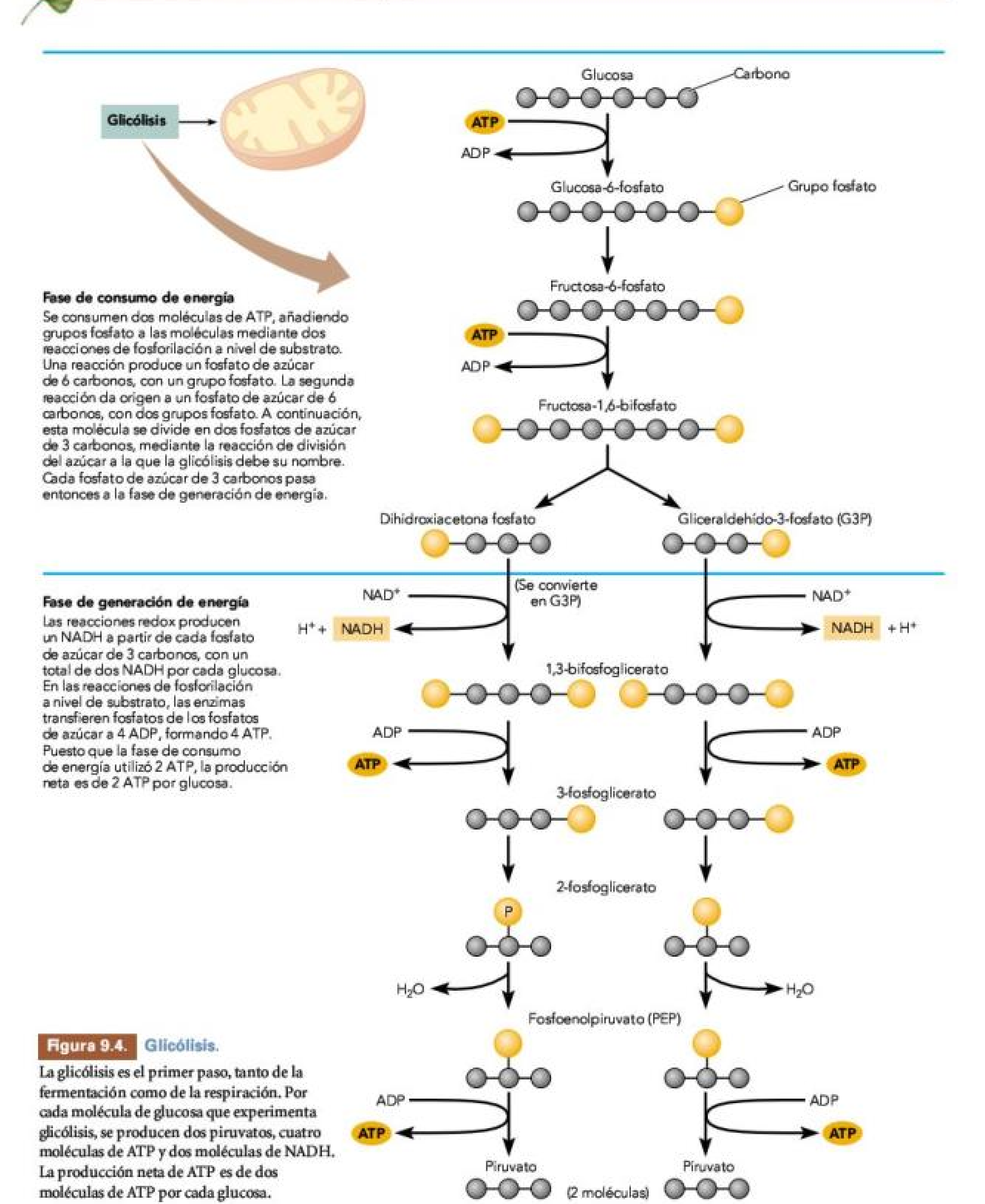



**Figura 9.4.** Glicólisis.

La glicólisis es el primer paso, tanto de la fermentación como de la respiración. Por cada molécula de glucosa que experimenta glicólisis, se producen dos piruvatos, cuatro moléculas de ATP y dos moléculas de NADH. La producción neta de ATP es de dos moléculas de ATP por cada glucosa.

car transportada desde las hojas hacia otras partes del vegetal. Asimismo, los polisacáridos que colaboran en la formación de las paredes celulares se originan en la glicólisis. La glicólisis también proporciona estructuras de carbono para la síntesis de ácidos nucleicos, algunos aminoácidos y lignina, así como el glicerol utilizado en la síntesis de lípidos.

Los científicos consideran que los organismos primitivos, procariotas que evolucionaron por primera vez hace unos 3.500 millones de años, podrían haber producido ATP sólo mediante glicólisis. Probablemente, la respiración no evolucionó hasta que una cantidad significativa de oxígeno se acumuló en la atmósfera hace unos 2.700 millones de años (*véase* el cuadro *Las plantas y las personas* en esta página).

## LAS PLANTAS Y LAS PERSONAS

### Sacarosa y fructosa: edulcorantes a gusto del consumidor

En lo que a edulcorantes se refiere, la sacarosa y la fructosa se utilizan con mucha mayor frecuencia en la alimentación que la glucosa. Después de todo, endulzamos el café y casi todo con sacarosa (un disacárido compuesto de fructosa unida a glucosa), mientras que el edulcorante más común de los alimentos elaborados es el jarabe de maíz (o de glucosa) rico en fructosa, también conocido como isoglucosa.

La sacarosa, o azúcar de mesa, es tan común en parte porque deja un sabor bastante dulce. No obstante, la razón principal es que la sacarosa es la forma de azúcar presente en el transporte vegetal. La glucosa se fabrica en los cloroplastos y se sintetiza en sacarosa, para su transporte por el floema. La sacarosa se aísla de plantas como la caña de azúcar y la remolacha azucarera, donde alcanza grandes concentraciones. La selección realizada por los agrónomos ha dado lugar a variedades de estos vegetales con elevados niveles de azúcar.




El jarabe de maíz o de glucosa rico en fructosa es el edulcorante principal de la mayoría de los alimentos elaborados.

La isoglucosa se utiliza con frecuencia en los alimentos elaborados, pues su producción a partir de granos de maíz, ricos en almidón, es de bajo coste. El almidón se convierte en glucosa mediante acción enzimática, y luego se convierte a su vez en fructosa. Para nuestro paladar, la fructosa es mucho más dulce que la glucosa. En términos de peso, la isoglucosa es un 75% más dulce que la sacarosa. Un refresco de 300 cl endulzado con isoglucosa necesitaría 10 cucharaditas de sacarosa para alcanzar el mismo dulzor. La isoglucosa consiste en un 14% de fructosa, un 43% de dextrosa (glucosa), un 31% de disacáridos y un 12% restante de otros productos. La elección entre sacarosa e isoglucosa como agente edulcorante suele tener en cuenta factores como el dulzor, el precio de mercado, y la disponibilidad de maíz, caña de azúcar y remolacha azucarera.

De manera general, los seres humanos y otros animales deberían consumir sólo niveles moderados de estos edulcorantes. Todos los edulcorantes naturales suman una cantidad considerable de calorías a las dietas que los incluyen. Las dietas ricas en edulcorantes, como la sacarosa o la isoglucosa, comportan riesgos como la diabetes, problemas cardíacos, y aumento del colesterol. Según un estudio del Departamento de Agricultura de Estados Unidos (*United States Department of Agriculture, USDA*), unas ratas de laboratorio, a las que se suministró una dieta con altos niveles de glucosa y bajos niveles de cobre, en lugar de vivir dos años, como normalmente, morían pasadas cinco semanas. Algunos estudios en humanos con los mismos fines fueron interrumpidos al observar que algunos sujetos habían desarrollado ciertas anomalías cardíacas. En general, las dietas ricas en edulcorantes precisan niveles relativamente altos de minerales, como el magnesio, cromo y cobre, con el fin de prevenir los consabidos riesgos para la salud.

Los edulcorantes artificiales acalóricos comenzaron a utilizarse el siglo pasado. Entre ellos encontramos:

- Aspartamo, que es un dipéptido de dos aminoácidos. El aspartamo es 200 veces más dulce que el azúcar.
- Sacarina, que fue descubierta accidentalmente en 1879 en una investigación consagrada en un primer momento a la búsqueda de conservantes alimentarios. La sacarina es 300 veces más dulce que el azúcar.
- Sorbitol, cuyo uso es fundamentalmente farmacéutico. El sorbitol es la mitad de dulce que el azúcar.
- Sucralosa, que es una forma modificada de glucosa. La sucralosa es 600 veces más dulce que el azúcar.
- Acesulfamo potásico, que es 130 veces más dulce que el azúcar.

Existen riesgos asociados a todos los edulcorantes artificiales para la salud de algunas personas que los consumen.

## El ciclo de Krebs genera $CO_2$, NADH, $FADH_2$ y ATP

En presencia de oxígeno, cada piruvato producido en la glicólisis pasa al interior de la mitocondria y se transforma en un compuesto denominado acetil *coenzima A*, más conocido como *acetil CoA* (Figura 9.5). Para formar acetil CoA, primero se retira un carbono en forma de $CO_2$ del piruvato. El fragmento de dos carbonos restante se convierte en acetato, en un proceso que genera un NADH. El

Piruvato (de la glicólisis)
Carbono
$NAD^+$
$CO_2$
La conversión de piruvato en acetil CoA es el punto de enlace entre la glicólisis y el ciclo de Krebs.
$H^+$ + NADH
Acetil CoA
CoA
Ciclo de Krebs
$H_2O$
$H^+$ + NADH
Oxaloacetato
$NAD^+$
Citrato
Malato
$H_2O$
$H_2O$
Isocitrato
Fumarato
Ciclo de Krebs
(ciclo del ácido cítrico)
$CO_2$
$FADH_2$
$NAD^+$
NADH + $H^+$
$FAD^+$
Alfa-ketoglutarato
Succinato
$CO_2$
$NAD^+$
Succinil CoA
ATP
CoA
NADH + $H^+$
CoA
ADP + $P_i$
CoA

**Figura 9.5. Ciclo de Krebs.**

El ciclo de Krebs, también conocido como el *ciclo del ácido cítrico*, tiene lugar en la matriz mitocondrial, la región interna de cada mitocondria. La conversión de piruvato en acetil CoA sirve de enlace entre la glicólisis y el ciclo de Krebs. Al romperse el acetil CoA, un fragmento de dos carbonos pasa al ciclo de Krebs, donde se combina con un compuesto de cuatro carbonos para producir citrato. Aunque el ciclo de Krebs genera sólo una pequeña cantidad de ATP, desempeña un papel clave en el suministro de los transportadores de electrones, NADH y $FADH_2$, a la cadena de transporte de electrones, la cual hace posible la gran producción de ATP de la fosforilación oxidativa. Cada recorrido del ciclo de Krebs produce un ATP, un $FADH_2$ y tres moléculas de NADH. Como la glicólisis rompe cada glucosa en dos piruvatos, el resultado del ciclo de Krebs por molécula de glucosa es de dos moléculas de ATP, dos de $FADH_2$ y seis de NADH.

acetato se une a un cofactor de gran tamaño, denominado *coenzima A*, formando acetil CoA. A continuación, el acetil CoA se rompe, y la coenzima A (CoA) se recicla para ser utilizada con otro piruvato, mientras que el fragmento de dos carbonos pasa al ciclo de Krebs. Por consiguiente, este proceso de conversión sirve de enlace entre la glicólisis y el ciclo de Krebs.

El ciclo de Krebs tiene lugar en la matriz de la mitocondria, la parte que se encuentra en el interior de las dos membranas mitocondriales. La conversión del piruvato en acetil CoA, así como el ciclo de Krebs en sí, generan todo el $CO_2$ producido por la respiración. Mientras, cada recorrido del ciclo de Krebs implica una importante transferencia de energía, produciendo una molécula de ATP, una de $FADH_2$ y tres de NADH. El ciclo comienza cuando una molécula de cuatro carbonos, el oxaloacetato, se combina con un fragmento de dos carbonos del acetil CoA para fabricar citrato. Como el citrato es el primer compuesto en formarse, en ocasiones, el ciclo de Krebs es referido como *ciclo del ácido cítrico*. El compuesto de citrato de seis carbonos resultante se convierte en isocitrato. En cada una de las dos siguientes conversiones, un carbono abandona el ciclo en forma de $CO_2$, y se crea un NADH. Las reacciones restantes afectan a una serie de compuestos de cuatro carbonos y generan un ATP, un $FADH_2$ y un NADH. El ciclo se completa con la regeneración del oxalacetato, que puede aceptar otro fragmento de dos carbonos de un acetil CoA para comenzar de nuevo el ciclo. Las moléculas de NADH y $FADH_2$ producidas en el ciclo de Krebs aportan electrones ricos en energía a la siguiente fase de la respiración: la cadena de transporte de electrones y la fosforilación oxidativa.

## La cadena de transporte de electrones y la fosforilación oxidativa transfieren la energía de los electrones ricos en energía del NADH y $FADH_2$ al ATP

La síntesis de ATP en la membrana mitocondrial interna depende de la cadena de transporte de electrones. La fosforilación oxidativa de ADP en ATP es impulsada por la energía procedente de la ósmosis química, el flujo de iones de hidrógeno ($H^+$) a través de la membrana. Estos iones han sido bombeados por la cadena de transporte de electrones. Algunos de ellos retroceden a través de la membrana en asociación con la enzima ATP sintasa, que utiliza el movimiento de los iones de hidrógeno de la ósmosis química como fuente de energía para sintetizar ATP. El proceso es bastante similar a la síntesis de ATP de las reacciones luminosas de la fotosíntesis, que también cuenta con una cadena de transporte de electrones, ósmosis química y ATP sintasa. No obstante, como se señaló anteriormente, en la respiración, el flujo de electrones es debido a la oxidación de NADH (la pérdida de electrones del NADH), y no a la energía luminosa. Por este motivo, la síntesis de ATP durante esta fase de la respiración se denomina *fosforilación oxidativa*.

Al igual que en las reacciones luminosas, los electrones pasan de un transportador de electrones a otro. La mayoría de estos transportadores son complejos proteínicos, y cada uno de ellos atrae el electrón con más fuerza que el transportador anterior. De este modo, las reacciones de oxidación/reducción (redox) mueven los electrones a lo largo de la cadena de transporte de electrones, al tiempo que se libera y transfiere energía. La energía liberada por la cadena de transporte de electrones bombea los iones de hidrógeno hacia el espacio intermembranal entre las membranas mitocondriales externa e interna (*véase* la Figura 9.6). La separación de carga entre los iones de hidrógeno en el exterior de la membrana interna y los electrones de la cadena de transporte de electrones forma un gradiente de energía potencial, un tipo de pila que se mide como una diferencia de pH entre las soluciones de cada lado de la membrana. El retroceso de los iones a través de la membrana y por la ATP sintasa impulsa la síntesis de ATP. Por cada tres iones de hidrógeno que se mueven por la ATP sintasa, se sintetiza un ATP.

El último transportador de electrones en la cadena de transporte de electrones se conoce como *aceptador terminal de electrones*. En el caso de la respiración, el aceptador terminal de electrones es un átomo de oxígeno del aire, motivo por el cual los organismos que llevan a cabo la respiración necesitan oxígeno. Los electrones y los iones de hidrógeno se unen con $O_2$ del aire en el interior de la membrana interna para convertirse en $H_2O$.

En teoría, la energía de cada NADH da origen a tres moléculas de ATP, mientras que la energía de cada $FADH_2$ da lugar a dos moléculas de ATP, pues los electrones del $FADH_2$ poseen menos energía que los del NADH. En realidad, el número de moléculas de ATP por cada NADH podría ser superior o inferior, dependiendo de si el NADH procede de la glicólisis o del ciclo de Krebs, así como de cuánto ATP hay de hecho en la célula.

La ATP sintasa ha sido calificada de «máquina molecular» y se compone de tres partes: un rotor cilíndrico, una barra o brazo, y un borne, cada una de las cuales contiene a su vez subunidades proteínicas. El rotor cilíndrico abarca toda la membrana y rodea un canal por donde flu-

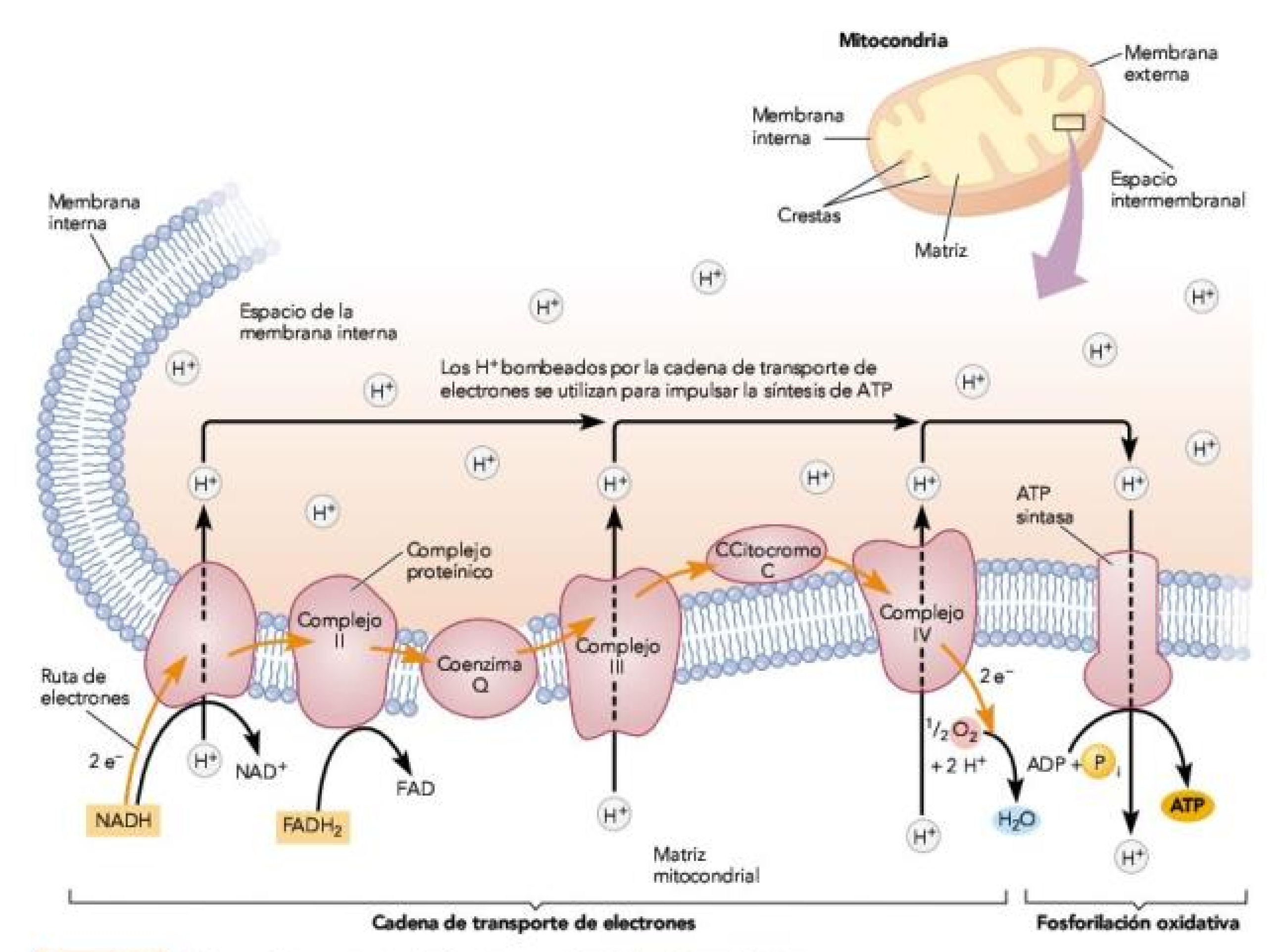



**Figura 9.6.** **Cadena de transporte de electrones y fosforilación oxidativa.**

Mientras se produce el ciclo de Krebs en la matriz mitocondrial, tienen lugar la cadena de transporte de electrones y la fosforilación oxidativa en el interior de la membrana mitocondrial interna. De hecho, existen muchas copias de la cadena en la membrana interna, lo cual es posible gracias al incremento de superficie proporcionado por las proyecciones denominadas *crestas*, que tienen aspecto de dedos. El NADH y $FADH_2$ pasan por cada cadena, las cuales consisten fundamentalmente en complejos proteínicos transportadores de electrones. El complejo I retira los electrones ricos en energía y los protones asociados del NADH. El complejo II retira los electrones ricos en energía y los protones asociados del $FADH_2$. El complejo III transfiere los electrones al complejo IV, donde se combinan con oxígeno para fabricar agua. En los complejos I, III y IV, la energía liberada de los electrones bombea iones de hidrógeno hacia el interior del espacio intermembranal. La ósmosis química —el flujo de retorno de iones de hidrógeno a través de la membrana y por la ATP sintasa— proporciona la energía para sintetizar el ATP mediante fosforilación oxidativa.

yen los iones de hidrógeno. En el centro del canal, existe una varilla que conecta el rotor al borne. El borne, que sobresale hacia el interior de la matriz mitocondrial, contiene sitios donde se une fosfato inorgánico ($P_i$) a ADP, para fabricar ATP. El rasgo más característico de la ATP sintasa es que tanto el rotor cilíndrico como la varilla giran, activando así los sitios del borne donde se sintetiza el ATP.

## La respiración presenta un elevado rendimiento energético

La Figura 9.7 resume el rendimiento energético estimado de la glicólisis, el ciclo de Krebs y la fosforilación oxidativa por una molécula de glucosa: 36 moléculas de ATP. Éste es un valor ideal basado en la presunción de que el bombeo de iones de hidrógeno de la ósmosis química de un

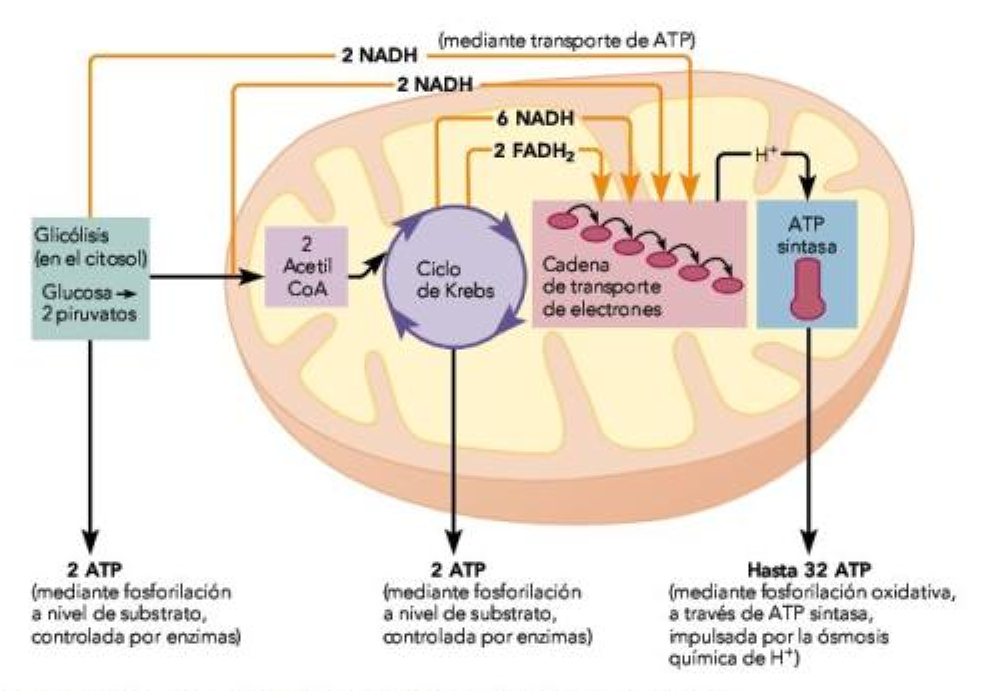



**Figura 9.7.** **Resumen de la producción máxima de ATP estimada en la respiración.**

Los números reflejan el máximo estimado de producción de ATP por molécula de glucosa. Los cálculos se basan en la energía de cada NADH, convertida en 3 ATP, y en la energía en cada $FADH_2$, convertida en 2 ATP. Como cada glucosa se convierte en dos piruvatos, tienen lugar dos recorridos del ciclo de Krebs. La glicólisis produce 2 ATP, el ciclo de Krebs produce otros dos ATP, y la producción de la cadena de transporte de electrones y la fosforilación oxidativa es de 36 ATP. A primera vista, podría parecer que la última cifra debería ser de 38 ATP. Después de todo, el diagrama muestra 10 NADH y 2 $FADH_2$ en la cadena de transporte de electrones. Sin embargo, se han de restar los 2 ATP utilizados para el movimiento de electrones de las moléculas de NADH producidas en la glicólisis. Luego la producción neta máxima es de 36 ATP.

NADH y de los iones de hidrógeno asociados producirá tres moléculas de ATP, y cada $FADH_2$ dará lugar a dos moléculas de ATP. Como se indicó en el anterior apartado, el valor real puede ser mayor o menor, y es de suponer que varía entre diferentes tipos de células.

En ocasiones, la producción total de ATP de una glucosa se estima en 38 moléculas. Sin embargo, no se están teniendo en cuenta las dos moléculas de ATP que han de utilizarse para mover los electrones a través de la membrana mitocondrial, en concreto, los electrones del NADH producido en la glicólisis. Este movimiento es necesario, pues la membrana mitocondrial interna es impermeable al NADH. Si sustraemos estas dos moléculas de ATP, obtenemos la producción neta de ATP, 36 moléculas.

La síntesis de 36 moléculas de ATP precisa 262,8 kilocalorías (kcal), que representan el 38% de la energía contenida en la glucosa. El resto de kcal de energía en cada glucosa (686) se libera en forma de calor. En realidad, un rendimiento energético del 38% es razonablemente eficaz. El rendimiento útil de un motor de gasolina suele ser de menos del 25%, con el 75% de la energía convertida en calor o en productos de la combustión, de oxidación incompleta, como el monóxido de carbono (CO).

La síntesis y utilización de ATP en las células vivas es una empresa de considerable magnitud. Una persona media, que no sea sedentaria ni tampoco activa en demasía, consume unas 2.000 kcal al día, el equivalente a 0,45 kg de glucosa. Los cálculos revelan que una célula humana media produce y utiliza unas 10 millones de moléculas de ATP por segundo. Las tasas metabólicas generales de los vegetales son entre 10 y 100 veces menores que las de la mayoría de animales, pero el número de moléculas de ATP producidas y utilizadas cada segundo en cada célula vegetal viva común también está dentro del orden de millones. En resumen, el proceso de síntesis y ruptura de ATP en las células vivas se produce a una escala extraordinaria.

## En algunos vegetales, la cadena de transporte de electrones puede generar un exceso de calor

En algunos vegetales, una enzima, denominada *oxidasa alternativa*, mueve los electrones del NADH al $O_2$ sin que se produzca fosforilación oxidativa. Cuando esta oxidasa alternativa mueve electrones, no se produce ATP, y toda la energía se libera en forma de calor. Este tipo de mecanismo lo utilizan los vegetales para producir flores «calientes», que son capaces de derretir la nieve, permitiendo al vegetal beneficiarse de los días soleados, pero fríos. Se trata del mismo mecanismo que permite a los osos producir el suficiente calor para sobrevivir durante la hibernación.

Unos pocos vegetales, particularmente los de la familia *Araceae*, pueden mantener metabólicamente sus flores a una temperatura considerablemente superior a la de su medio, durante cortos períodos de tiempo, e incluso mantener un valor constante de la misma. ¿Por qué reservan energía para esta labor?

Numerosas plantas tropicales de la familia de las Aráceas (*Araceae*) —como los filodendros, calas, malanga, difenbaquias y anturios— se cultivan como plantas de interior o en jardines de regiones cálidas. Con frecuencia, estas plantas poseen flores de olor fétido, que atrae a insectos como las moscas y los escarabajos. Un ejemplo claro es el falo amorfo titánico, que vimos al principio de este capítulo. Esta enorme flor indonesa crece hasta alcanzar los 3,7 m de altura, y su soporte es una raíz carnosa que pesa más de 46 kg. El calor de las partes de la flor produce una gran cantidad de moléculas olorosas que se evaporan en el aire, atrayendo así de forma más eficaz a los polinizadores. Presumiblemente, las plantas con olores más intensos atraen más polinizadores y por ende producen más semillas, para iniciar la siguiente generación. De esta manera, la selección de flores que eran más calientes y desprendían un olor más intenso perduraba en las generaciones sucesivas (*véase* el cuadro *El fascinante mundo de las plantas* en la página siguiente).

## Los vegetales, a diferencia de los animales, pueden convertir los ácidos grasos en glucosa

Los animales pueden obtener energía de diversas fuentes. El almidón y otros carbohidratos se rompen o se convierten en glucosa, que se metaboliza en la respiración. Las grasas se rompen en acetil CoA, el cual pasa al ciclo de Krebs. Las proteínas se rompen en aminoácidos que pasan al ciclo de Krebs en diversos lugares. La mayoría de los organismos, incluido el ser humano, son capaces de metabolizar las grasas en unidades de glicerol y acetil CoA, que pueden pasar a la glicólisis y el ciclo de Krebs para producir energía (Figura 9.8). Por ejemplo, los animales que hibernan tienen un sofisticado sistema de control hormonal para regular este proceso. De este modo, los organismos pueden almacenar energía en forma de grasa, cuando hay exceso de alimentos, y utilizan la grasa para obtener ATP, cuando el suministro de alimentos es escaso. No obstante, la mayoría de los animales, incluidos todos los mamíferos, no pueden convertir los ácidos grasos en glucosa.

En contrapartida, los vegetales y algunas bacterias pueden romper los ácidos grasos en acetil CoA, que luego se utiliza para fabricar glucosa. Por esta razón, los vegetales son más versátiles que los animales, pues tienen la capaci-

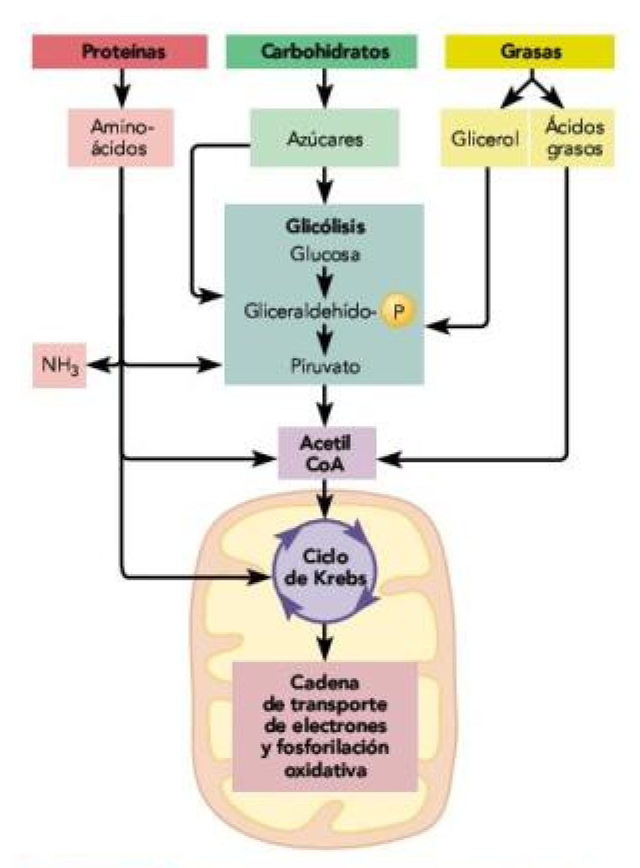



**Figura 9.8.** Otros substratos, además de la glucosa, que pueden ser utilizados en la respiración.

Las proteínas, carbohidratos y grasas se incorporan a la respiración en diversos lugares.



EL FASCINANTE MUNDO DE LAS PLANTAS

## «Col fétida»

En Norteamérica encontramos, como ejemplos de «plantas calientes», varias especies de «col fétida». En Estados Unidos, *Symplocarpus foetidus*, conocida comúnmente como dragón fétido, crece en la zona este, y *Lysichiton americanus*, conocida comúnmente como aro de agua, en la zona oeste. Estos miembros de la familia de las Aráceas (*Araceae*) florecen en enero o febrero, y el calor producido por el capullo de la flor puede elevar su temperatura hasta alcanzar los 16°C. Con frecuencia, el capullo funde la nieve circundante y sobrevive con facilidad a las incontables noches con temperaturas muy por debajo de cero. El calor liberado también activa las moléculas olorosas de las flores, a las cuales debe el vegetal su nombre distintivo. La «col fétida» mantiene sus temperaturas florales altas al convertir el almidón, almacenado en una gran raíz carnosa, en glucosa o $CO_2$. La ventaja del elevado metabolismo de este vegetal sigue siendo objeto de debate. En los meses de enero y febrero, no se ven demasiados insectos polinizadores. Por otro lado, los insectos polinizadores se suelen encontrar en los pantanos del este y oeste de Canadá y Estados Unidos, donde crece la «col fétida». Cualquier insecto «madrugador» podría sacar provecho de la «col fétida» como fuente de alimento y de calor para su sostén vital, mientras que el vegetal podría sacar provecho de los organismos polinizadores en plena inauguración de la temporada. Comenzar a crecer tan pronto también proporciona al vegetal semanas de luz solar directa y, por tanto, de fotosíntesis, lo que evita la sombra de otros vegetales.

Se ha sugerido que la «col fétida» simplemente conserva una adaptación que fue ventajosa en las regiones tropicales (donde el intenso olor del vegetal incrementaría sus posibilidades de ser polinizado), pero carente de provecho en regiones templadas. Esto parece poco probable, porque las diversas especies de «col fétida» consagran una considerable cantidad de energía a la producción de calor. Probablemente, una variedad que ahorrara energía se habría multiplicado con rapidez para convertirse en la forma dominante de la población.



Un ejemplar de «col fétida» derrite la nieve a su alrededor.

dad de utilizar los ácidos grasos como fuente de energía o como fuente de glucosa, la cual es soluble en agua y adopta con facilidad formas que pueden moverse por todo el vegetal. La capacidad de los vegetales de utilizar los ácidos grasos para obtener energía o moléculas estructurales puede ser la explicación de por qué muchos vegetales poseen aceite como compuesto de reserva utilizado para nutrir a las semillas que van a germinar.

Los vegetales pueden convertir los ácidos grasos en azúcares gracias al ciclo del glioxilato, que tiene lugar, en parte, en los microcuerpos denominados *glioxisomas* (*véase* el Capítulo 2) y, en parte, en las mitocondrias. Básicamente, el ciclo del glioxilato no es más que el ciclo de Krebs con dos enzimas adicionales, que evitan los dos pasos del ciclo de Krebs en los que se libera parte del carbono en forma de $CO_2$. Puesto que estos carbonos no se pierden, están disponibles para la síntesis de glucosa.

### Repaso de la sección

1. **Describe la relación existente entre la glicólisis y el ciclo de Krebs.**
2. **Explica las funciones de la cadena de transporte de electrones y la sintasa ATP en la producción de ATP.**
3. **Resume los productos de la glicólisis, el ciclo de Krebs, la cadena de transporte de electrones y la fosforilación oxidativa.**

## Fermentación

Antes de que la fotosíntesis evolucionara, la respiración no era posible debido a la ausencia de oxígeno. En el mundo actual, los medios anaeróbicos todavía se dan en lugares con ausencia de oxígeno, o donde se consume más rápido

de lo que se puede reemplazar. Bajo tales condiciones, puede producirse la fermentación. Algunos microorganismos, conocidos como organismos *anaerobios obligados*, precisan de condiciones anaeróbicas para sobrevivir. Otros, conocidos como organismos *anaerobios facultativos*, poseen la capacidad (facultad) de llevar a cabo la respiración en presencia de oxígeno, y la fermentación, en ausencia del mismo.

## En ausencia de oxígeno, el piruvato generado por la glicólisis se convierte en etanol o lactato

La fermentación convierte el piruvato en otras moléculas orgánicas, como etanol o lactato, al tiempo que transfiere electrones al $NAD^+$ (Figura 9.9). Puesto que la concentración de $NAD^+$ en las células vivas es bastante baja, debe regenerarse con rapidez para que la glicólisis pueda continuar y la célula pueda obtener así ATP. En ausencia de $O_2$, la cadena de transporte de electrones no produce $NAD^+$, de manera que la regeneración de NADH para transformarse en $NAD^+$ se convierte en el fin de la fermentación. En los primeros tiempos de la vida sobre la Tierra, antes de que la fotosíntesis evolucionara, la atmósfera contenía muy poco oxígeno libre, si es que lo había, por lo que una combinación de la glicólisis y la fermentación era la única fuente de ATP. Las células vivas experimentaban formas primitivas de glicólisis y fermentación para romper los azúcares y otras moléculas producidas espontáneamente en los antiguos océanos superficiales. Hoy en día, la fermentación está restringida a ciertos medios donde viven bacterias especializadas y a determinados momentos en la vida de todas las células, pero desempeña una función importante en la fisiología, en usos comerciales o como causante de enfermedades. Por ejemplo, las levaduras son hongos utilizados en la producción de cerveza y vino mediante fermentación (el término *fermentación* procede de la palabra latina para levadura, *fermentum*). Las bacterias anaeróbicas del género *Clostridium* provocan enfermedades como la gangrena y el tétanos.

La mayoría de las células vegetales producen etanol si se las priva de oxígeno; no obstante, algunas especies producen lactato, malato, glicerol, o etanol y lactato a un tiempo. Las plantas se ven privadas de oxígeno cuando sus raíces se inundan, ya que el oxígeno se difunde tres millones de veces más despacio en el agua pura que en el aire. En las ciénagas y pantanos, donde numerosos organismos compiten por un suministro limitado de oxígeno, las semillas se ven en ocasiones privadas de oxígeno durante las primeras fases de la germinación. La falta de oxígeno provoca la germinación de las semillas de gramíneas, probablemente al estimular la síntesis de la hormona vegetal etileno.

Generalmente, las células animales no pueden llevar a cabo la fermentación alcohólica. Si fueran capaces, sólo con aguantar la respiración, los humanos podríamos estar ebrios. En su lugar, cuando el oxígeno es escaso, un proceso denominado *fermentación del ácido láctico* convierte el piruvato en lactato. Normalmente, la fermentación del ácido láctico se da cuando el animal utiliza ATP para mover los músculos, que pueden doler al producirse un exceso de lactato («agujetas»). Si el sistema circulatorio no puede suministrar oxígeno a un ritmo suficiente para la fosforilación oxidativa, la respiración se inhibe por la falta de oxígeno, pero el organismo continúa produciendo piruvato y ATP mediante glicólisis. De hecho, tanto la respiración como la fermentación pueden producirse en un organismo al mismo tiempo. A diferencia de la fermentación alcohólica, la fermentación láctica es reversible. Cuando se reestablece el oxígeno, el lactato se convierte en piruvato, y la respiración continúa.

## Algunas industrias importantes dependen de la fermentación

La capacidad de la levadura, un organismo anaerobio facultativo, para metabolizar el piruvato en etanol dio origen a las industrias cerveceras y panaderas (Figura 9.10). En la fabricación del vino, el zumo de frutas dulce, mezclado con células de levadura, fermenta hasta que la concentración de alcohol alcanza un 12%. En este punto, las células de levadura mueren como resultado del alcohol que han producido. Cualquier bebida alcohólica con una concentración mayor de etanol ha sido fortificada, lo que quiere decir que se ha añadido alcohol concentrado por destilación para obtener el producto final. Si entra oxígeno en el proceso antes de su conclusión, las bacterias del aire convierten rápidamente el etanol en ácido acético. El vinagre es una solución con un 9% de ácido acético. Para fabricar cerveza, se germina trigo o algún otro cereal con contenido en almidón, lo suficiente como para romper parte del almidón en maltosa, que sirve de alimento para la levadura. Al añadir la levadura, comienza la fermentación alcohólica. El proceso de fermentación que produce etanol también genera $CO_2$, lo que a su vez provoca que la solución burbujee y parezca activa. En la fabricación de vino, el $CO_2$ suele disiparse, mientras que en la elaboración de cerveza el $CO_2$ permanece.

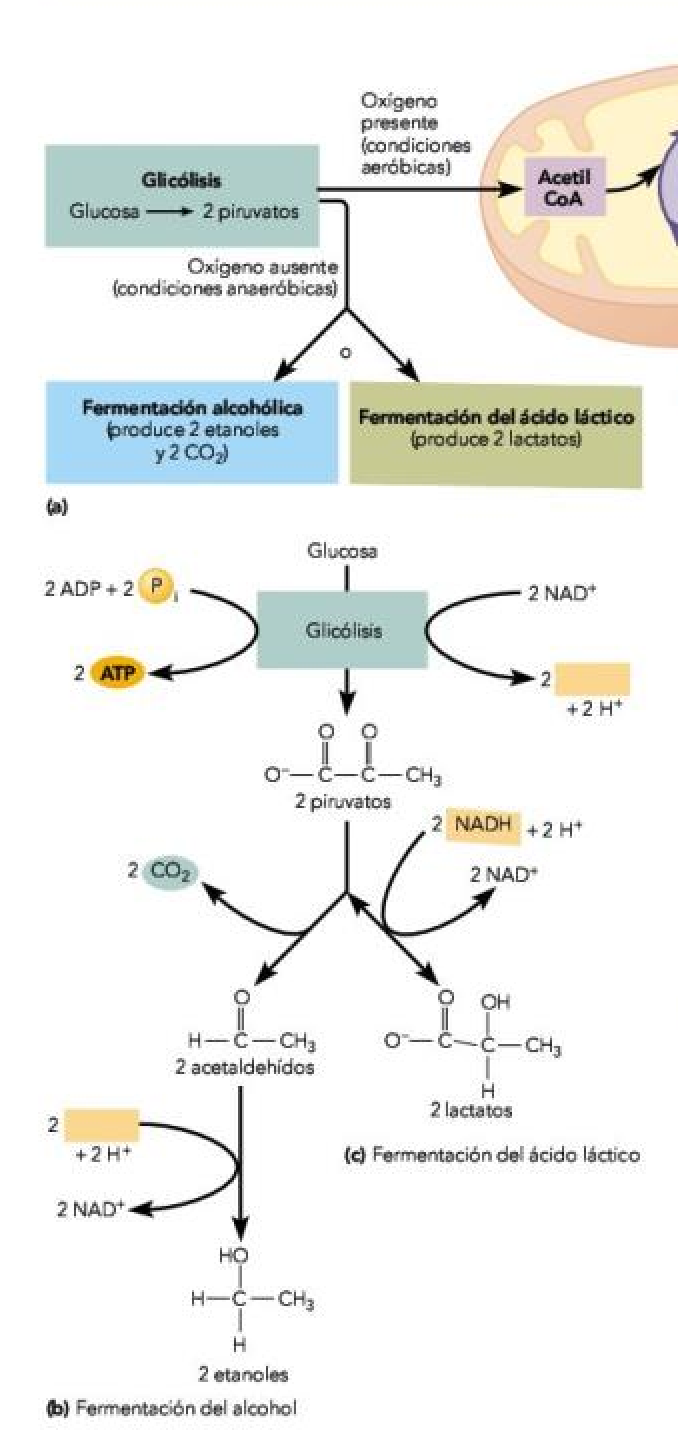



**Figura 9.9.** Fermentación.

(a) En ausencia de oxígeno, el ciclo de Krebs y la cadena de transporte de electrones no pueden funcionar. En su lugar, el piruvato se convierte en etanol o en lactato en el citosol. En la fermentación, tanto la producción de etanol como la de lactato sirven para regenerar $NAD^+$, permitiendo que prosiga la limitada producción de ATP de la glicólisis. (b) La fermentación alcohólica se produce en las levaduras, la mayoría de células vegetales y algunas bacterias. (c) La fermentación del ácido láctico se produce en un conjunto de células de numerosos tipos de organismos, incluidas las células de los músculos de los animales. La fermentación del ácido láctico por parte de algunos hongos y bacterias se utiliza para fabricar queso y yogures.

En la industria panadera, la levadura se mezcla con una masa que contiene almidón y azúcar, lo que le proporciona un medio anaeróbico. El $CO_2$ producido por la glicólisis y la fermentación del azúcar hace que la masa se eleve, y el alcohol producido se evapora durante el proceso de cocción. Las personas que dicen que adoran estar en la cocina cuando el pan se cuece pueden estar respondiendo al aroma realzado por el alcohol.

## La fermentación presenta un rendimiento energético bajo, en comparación con la respiración

Debemos tener en cuenta que la fermentación, la conversión de piruvato en etanol o lactato, no produce ATP adicional. El único ATP generado procede de la glicólisis, que produce dos moléculas de ATP por glucosa. Cada ATP posee 7,3 kcal de energía, mientras que la glucosa posee 686 kcal. Por tanto, el rendimiento energético de la glicólisis y la fermentación es de 14,6/686 o de poco más del 2%.

En contrapartida, la respiración puede generar un máximo de 38 ATP por glucosa, con un rendimiento energético de aproximadamente el 40%. Una de las razones por las que un organismo anaeróbico no podría bailar o jugar al baloncesto es porque no cuentan con la energía necesaria, y no podría conseguirla sin tener que consumir cantidades masivas de glucosa u otros alimentos.



(a)



(b)

**Figura 9.10. Algunos usos comerciales de la fermentación.**

Durante la fabricación de cerveza y vino, la levadura convierte el azúcar en piruvato, y luego en etanol. En el vino, el $CO_2$ producido se deja escapar, mientras que en la cerveza se retiene para el producto final. **(a)** Las industrias vinícolas y cerveceras, como esta pequeña cervecera, suelen utilizar contenedores de acero inoxidable. **(b)** Esta imagen de microscopio electrónico de barrido de la levadura (*Saccharomyces cerevisiae*) muestra la fase de «brotación» o multiplicación.

## Repaso de la sección

1. **¿Qué es la fermentación y en qué se diferencia de la respiración?**
2. **¿Cómo participa la fermentación en la fabricación de cerveza, vino y pan?**
3. **¿Por qué los organismos anaeróbicos poseen menos energía disponible que los aeróbicos?**

# RESUMEN

## Introducción a la nutrición

**Todos los seres vivos necesitan fuentes de energía y de carbono (pág. 223)**

La mayoría de los organismos autótrofos son fotoautótrofos: obtienen su energía de la luz y del carbono del $CO_2$. Unos pocos son quimioautótrofos: obtienen su energía de compuestos inorgánicos. La mayoría de los organismos heterótrofos son quimioheterótrofos: obtienen la energía y el carbono de compuestos orgánicos. Pero unos pocos son fotoheterótrofos y, en su lugar, obtienen la energía de la luz.

**Las plantas utilizan la fotosíntesis para almacenar la energía luminosa, en forma de azúcares, y la respiración para transferir la energía de los azúcares al ATP (págs. 223-224)**

En la respiración, los organismos rompen azúcares y otros compuestos orgánicos para fabricar ATP. Durante la respiración, la síntesis de ATP se produce mediante fosforilación a nivel de substrato y fosforilación oxidativa.

**La ruptura del azúcar para liberar energía puede producirse con o sin oxígeno (págs. 224-226)**

A través de la respiración o la fermentación, todas las células vivas rompen la glucosa en $CO_2$ y $H_2O$, produciendo ATP. Tanto la respiración como la fermentación utilizan la glicólisis para romper la glucosa en piruvato. En condiciones aeróbicas, se produce la respiración, que implica la ruptura del piruvato en acetil CoA, el ciclo de Krebs, la cadena de transporte de electrones y la fosforilación oxidativa.



## Respiración

**La glicólisis divide cada azúcar de seis carbonos en dos moléculas de piruvato (págs. 226-229)**

La glicólisis consiste en diez reacciones que convierten una molécula de azúcar de seis carbonos en dos moléculas de piruvato. A partir de una glucosa, la glicólisis produce dos moléculas de ATP y dos de NADH. Los compuestos intermedios actúan como reactivos para formar diversos compuestos.

**El ciclo de Krebs genera $CO_2$, NADH, $FADH_2$ y ATP (págs. 230-231)**

Cuando el piruvato abandona la glicólisis, se convierte en dos moléculas de acetil CoA y dos moléculas de $CO_2$. En el ciclo de Krebs, los grupos acetilos se convierten en $CO_2$. En dos recorridos del ciclo de Krebs, la energía de una glucosa se transfiere a dos moléculas de ATP, mientras que los electrones ricos en energía y los hidrógenos asociados se incorporan a seis moléculas de NADH y dos moléculas de $FADH_2$.

**La cadena de transporte de electrones y la fosforilación oxidativa transfieren la energía de los electrones ricos en energía del NADH y $FADH_2$ al ATP (págs. 231-232)**

La energía liberada de la cadena de transporte mueve los iones de hidrógeno a través de la membrana. Este emparejamiento de ósmosis química crea una diferencia de carga y de pH a través de la membrana, que funciona como una pila para impulsar la fosforilación oxidativa por la ATP sintasa. Los electrones de la cadena de transporte de electrones, junto con los iones de hidrógeno asociados, se combinan con oxígeno para producir agua.

**La respiración presenta un elevado rendimiento energético (págs. 232-233)**

El rendimiento energético neto máximo de una glucosa es de 36 moléculas de ATP, lo que supone un 40% de la energía de la glucosa. La energía restante se libera en forma de calor.

**En algunos vegetales, la cadena de transporte de electrones puede generar un exceso de calor (pág. 234)**

Al utilizar una oxidasa alternativa, los electrones pueden evitar la cadena de transporte de electrones, con lo que casi toda la energía almacenada se libera en forma de calor.

**Los vegetales, a diferencia de los animales, pueden convertir los ácidos grasos en glucosa (págs. 234-235)**

Los vegetales y los animales pueden convertir los ácidos grasos en acetil CoA, que se metaboliza en $CO_2$ en el ciclo de Krebs. Los vegetales también pueden romper los ácidos grasos en acetil CoA, el cual se utiliza para fabricar glucosa, sin que exista producción de $CO_2$.

## Fermentación

**En ausencia de oxígeno, el piruvato generado por la glicólisis se convierte en etanol o lactato (pág. 236)**

La fermentación convierte el piruvato en otras moléculas orgánicas, como etanol o lactato, al tiempo que transfiere electrones del $NAD^+$ al NADH.

**Algunas industrias importantes dependen de la fermentación (págs. 236-237)**

Las industrias panaderas, cerveceras y vinícolas se basan en la capacidad de la levadura para fermentar azúcares y obtener etanol y $CO_2$.

**La fermentación presenta un rendimiento energético bajo, en comparación con la respiración (págs. 237-238)**

El rendimiento de ATP de la fermentación por molécula de glucosa consiste únicamente en las dos moléculas producidas por la glicólisis, el 2% de la energía de la glucosa.

## Cuestiones de repaso

1. ¿Qué diferencia hay entre autótrofos y heterótrofos?
2. ¿Cuál es el resultado neto de los procesos de fotosíntesis y respiración?
3. Distingue entre los tres tipos de síntesis de ATP.
4. ¿Cuál es la función del ATP y NADH en las células?
5. ¿Cuáles son los productos finales de la glicólisis?
6. ¿Qué productos pasan al ciclo de Krebs y cuáles son los productos finales del mismo?
7. Compara y contrasta la glicólisis y el ciclo de Krebs.
8. Explica cómo la fosforilación oxidativa está separada de la cadena de transporte de electrones al tiempo que depende de ella.
9. Describe, *grosso modo*, qué relación existe entre la glicólisis, el ciclo de Krebs, la cadena de transporte de electrones y la fosforilación oxidativa.
10. Define la ATP sintasa y su función.
11. En términos del proceso y de la cantidad de ATP generada, ¿en qué se diferencian la fermentación y la respiración?
12. ¿Qué es lo que los vegetales pueden hacer con las grasas, que los animales no pueden? Razona tu respuesta.

## Cuestiones para reflexionar y debatir

1. Si aguantas la respiración, ¿qué sucede con las moléculas de glucosa de las células que son utilizadas como energía?
2. ¿Qué es lo que crees que evolucionó primero: la fotosíntesis o la respiración? Justifica tu respuesta.
3. ¿Por qué la mayoría de las eucariotas mueren si se les priva de oxígeno? ¿Por qué son incapaces de sobrevivir utilizando la fermentación?
4. Los vegetales producen ATP en la fotosíntesis, de modo que, ¿por qué han de llevar a cabo la respiración?
5. Cuando se rompe el ATP, parte de la energía se libera en forma de calor. ¿Significa esto que la temperatura de un vegetal siempre es algo superior que la temperatura exterior? Razona tu respuesta.
6. Realiza una serie de diagramas para ilustrar el proceso de la respiración aeróbica en un vegetal. Tus diagramas deberían



ser, por orden: (a) un vegetal completo; (b) una célula vegetal individual; (c) una vista detallada de una porción del citoplasma de una célula vegetal, con una mitocondria individual; (d) una vista detallada de una porción de una mitocondria. En cada diagrama, dibuja y explica los procesos y reacciones individuales en un grado de detalle acorde al diagrama.

## Conexión evolutiva

Los biólogos consideran que las reacciones de glicólisis y fermentación evolucionaron tempranamente en la historia de la vida sobre la Tierra, y que el ciclo de Krebs se incorporó más tarde. Explica por qué esta hipótesis es razonable. ¿Existen pruebas que la sustenten?

## Para saber más

Gardenway Staff y P. Hobson. *Making Cheese, Butter and Yogurt*. North Adams, MA: Storey Books, 1997. Este libro está repleto de información sobre el queso, e incluye un repertorio de recetas.

Mathews, C. K., Van Holde, K. E., y K. G. Ahern. *Bioquímica*. Madrid: Pearson Educación, 2002. Este excelente texto contiene información detallada sobre la respiración.

Robbins, Louise. *Louis Pasteur: And the Hidden World of Microbes*. New York: Oxford Portraits in Science, 2001. Este libro examina los experimentos de Pasteur en microbios causantes de la fermentación y de varias enfermedades, así como los cambios en la Medicina y en la percepción pública de las enfermedades que derivaron de su trabajo.

10

# El transporte en los vegetales



Nenúfares de tallo largo.

## Movimiento molecular a través de las membranas

La difusión es el movimiento molecular espontáneo a favor del gradiente de concentración

La difusión facilitada y el transporte activo utilizan proteínas que cooperan en el movimiento a través de las membranas

La exocitosis y la endocitosis sirven para transportar moléculas de gran tamaño

La ósmosis es el movimiento de agua a través de una membrana selectivamente permeable

En el crecimiento celular, el potencial osmótico del interior de la célula interactúa con la presión generada por la pared celular

## Movimiento y absorción de agua y solutos en los vegetales

La evaporación del agua en las hojas hace subir el agua desde la raíz a través del xilema

Los estomas controlan el intercambio de gases y la pérdida de agua de las plantas

Los azúcares y otras moléculas orgánicas se mueven desde las hojas hasta la raíz a través del floema

## Suelo y minerales, nutrición de los vegetales

El suelo está formado por partículas de rocas superficiales rodeadas de cargas negativas, que promueven los enlaces entre agua y minerales

Un vegetal necesita 17 elementos esenciales, la mayoría de los cuales se obtiene del suelo

Las partículas del suelo enlazan agua e iones minerales

Las bacterias del suelo hacen que el nitrógeno esté a disposición del vegetal

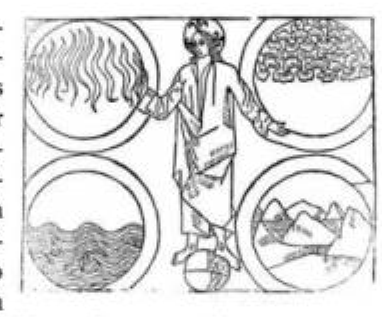
¿De qué están hechos los vegetales? Hoy en día tendemos a responder a esta pregunta haciendo alusión a moléculas como el ADN y las enzimas, los azúcares y los aminoácidos, y las hormonas que el propio vegetal fabrica a partir de componentes inorgánicos más simples. En cualquier caso, esta respuesta entra dentro del sistema químico que hemos estudiado. El conocimiento humano sobre la Química era mucho más sencillo en aquellos tiempos en los que se pensaba que todo estaba compuesto por cuatro elementos. El filósofo griego Empédocles (aproximadamente 450 a. C.) y, más tarde, Aristóteles (384-322 a. C.) creían que todo en el Universo estaba formado por varias combinaciones de tierra, aire, fuego y agua. Algunos filósofos griegos añadieron un quinto elemento, la *quintaesencia*, que representaba lo celestial en contraposición a lo terrestre.

En realidad, bajo el sistema de tierra, aire, fuego y agua de lo que llamamos Química «antigua», había algo de ciencia razonablemente exacta. Allá por 1600, el químico belga Jan Baptista van Helmont llevó a cabo un experimento dirigido a determinar las contribuciones relativas de la tierra y el agua en el crecimiento vegetal. Plantó un sauce de 2,3 kilogramos en un recipiente que contenía 90,9 kg de suelo cocido, seco. Durante cinco años, regó y cuidó el árbol. Transcurrido este tiempo, el árbol pesaba 76,9 kg, pero el suelo sólo había perdido 57 mg. Al observar que el árbol había absorbido grandes cantidades de agua, pero apenas una pequeña cantidad de suelo, Van Helmont concluyó que el árbol estaba compuesto casi en su totalidad por agua. De hecho, incluso la Química moderna admitiría que el agua es la molécula más común en un vegetal, pues constituye cerca del 60% de su peso.

En 1699, un inglés de nombre John Woodward llevó a cabo un experimento en Londres utilizando plantas de menta, con el que llegó a una conclusión bastante diferente a la de van Helmont. Colocó las plantas con cuatro fuentes de riego: agua de lluvia, agua del río Támesis, agua de alcantarilla del Hyde Park y agua de alcantarilla del Hyde Park con tierra de jardín. Después de 77 días, recopiló los siguientes datos sobre el aumento de peso de los cuatro grupos de vegetales:

| Fuente de riego | Aumento de peso [en granos, 1 grano = 64,8 miligramos (mg)] |
|---|---|
| Lluvia | 17,5 |
| Río Támesis | 26,0 |
| Alcantarilla del Hyde Park | 139,0 |
| Alcantarilla del Hyde Park y tierra de jardín | 284,0 |

Woodward observó que el crecimiento vegetal aumentaba proporcionalmente a la cantidad de tierra o limo de cada fuente de riego. Concluyó que los vegetales están compuestos principalmente por tierra. Hoy en día sabemos que los minerales del suelo son esenciales para el crecimiento vegetal, pero sólo representan un pequeño porcentaje del peso de un vegetal.



Desde hace siglos, los agricultores saben que el crecimiento vegetal se estimula al añadir estiércol animal al suelo. En el siglo XVIII, comenzaron a advertir que diversos depósitos minerales naturales eran tan beneficiosos para los cultivos como el estiércol. Por ejemplo, la marga, que también contiene caliza o carbonato cálcico ($CaCO_3$), se sabía útil al añadirse al suelo.

Los agricultores también repararon en que el nitro (nitrato potásico, $KNO_3$) obtenido a partir de restos vegetales y animales en descomposición podía favorecer el crecimiento vegetal. Allá por 1731, un agricultor inglés de nombre Jethro Tull afirmó que el nitro era un quinto elemento en los vegetales. Tull fue probablemente el primer investigador en proponer que la antigua Química de cuatro elementos no servía para describir debidamente la composición de los vegetales. Además, creía que las raíces vegetales poseían unas diminutas bocas que utilizaban para comer la tierra, y que arar la tierra para dividirla en piezas del tamaño de un bocado facilitaría a los vegetales su consumo.

Por esa misma época, los científicos comenzaron a identificar los elementos químicos reconocidos actualmente por los profesionales de la Química. Por ejemplo, en 1771, Joseph Priestley determinó que los vegetales producían algo que permitía a las velas arder y a los animales sobrevivir. Había descubierto el oxígeno. Los científicos continuaron la labor de definir los elementos individuales de la nueva Química y, en 1869, Dimitri Mendeleev publicó la primera tabla periódica, que incluía unos 46 elementos. Oficialmente, la Química antigua había muerto.

Sabemos que los vegetales necesitan al menos 17 elementos para fabricar sus estructuras bioquímicas. El carbono procede del $CO_2$ del aire, los vegetales pueden obtener el oxígeno e hidrógeno que necesitan dividiendo las moléculas de agua, y otros elementos proceden del suelo. Puesto que la absorción de agua y minerales se produce en la raíz, y la fotosíntesis tiene lugar en las hojas, los vegetales necesitan un sistema de transporte para mover las moléculas hasta el lugar donde son necesarias. En este capítulo, estudiaremos cómo las moléculas inorgánicas y orgánicas son transportadas como un todo entre las células y por todo el vegetal.



# Movimiento molecular a través de las membranas

Las células vegetales cuentan con varios métodos para importar y exportar las moléculas esenciales para el crecimiento y desarrollo celulares. Estas moléculas incluyen el agua y varios **solutos**, que son moléculas solubles en agua. Algunos solutos utilizados por los vegetales son iones minerales, como el potasio y el fósforo, que se encuentran en el suelo. Otros son moléculas orgánicas, como los azúcares que los vegetales sintetizan en determinadas células, y que todas las células del vegetal necesitan.

Las moléculas pueden moverse por el interior de las células o de las paredes celulares. El movimiento por el interior de las células se conoce como **transporte simplástico** (del griego *sym*, «con»), pues las moléculas se mueven por el interior del citoplasma. La continuidad del citoplasma entre las células, unidas por los canales denominados *plasmodesmos*, se conoce como el *simplasto* del vegetal. La membrana plasmática es selectivamente permeable y controla la entrada de moléculas al citoplasma de cada célula, restringiendo a menudo el movimiento de algunas moléculas y estimulando el de otras.

La continuidad de las paredes celulares en toda la planta se conoce como *apoplasto* (del griego *apo*, «lejos de»). El movimiento de moléculas dentro de las paredes celulares se denomina **transporte apoplástico**, mediante el cual las moléculas pasan alrededor («lejos de») del citoplasma de las células. El transporte apoplástico puede ser rápido, ya que las moléculas no están siendo filtradas a través de la membrana plasmática y el citoplasma de las células, aunque éstas no tienen control alguno sobre el tipo de moléculas que se transportan.

El movimiento de una molécula a través de un vegetal suele englobar tanto transporte apoplástico como simplástico. Ahora nos centraremos en los tipos de transporte apoplástico a través de las membranas plasmáticas: difusión, difusión facilitada, transporte activo, el movimiento de moléculas de gran tamaño mediante exocitosis y endocitosis, y ósmosis.

## La difusión es el movimiento molecular espontáneo a favor del gradiente de concentración

Si colocamos una gota de colorante alimentario rojo en un extremo de una bañera llena de agua, y una gota de colorante alimentario azul en el otro extremo, las moléculas de cada gota se expandirán uniformemente hasta que la concentración de cada colorante sea uniforme en toda la bañera. La tendencia de las moléculas a expandirse espontáneamente dentro del espacio disponible se conoce como **difusión** (Figura 10.1a). En la difusión, los solutos se mueven gradualmente a través de un gradiente de concentración, esto es, una transición entre las regiones de mayor y menor concentración. En la difusión, el movimiento es *a favor* del gradiente de concentración, de una región de mayor a una de menor concentración. Dicho movimiento conduce a un **equilibrio**, una distribución aleatoria equitativa. La difusión es un tipo de transporte pasivo, pues no precisa energía. Puede tener lugar en soluciones abiertas o en dos soluciones separadas por una membrana, particularmente con respecto a sustancias liposolubles, que se mueven con facilidad entre las membranas.

## La difusión facilitada y el transporte activo utilizan proteínas que cooperan en el movimiento a través de las membranas

Muchas moléculas hidrosolubles son asistidas por proteínas transportadoras para su difusión a través de la membrana plasmática, un proceso conocido como **difusión facilitada** (Figura 10.1b). Las proteínas transportadoras suelen estar incrustadas en la membrana plasmática. Cuando una proteína transportadora se une con un soluto, la proteína cambia de forma, de tal modo que hace llegar el soluto al otro lado de la membrana. La difusión facilitada es similar a la difusión simple, puesto que el soluto se mueve de una región de mayor a una de menor concentración de solutos. Asimismo, como en todo tipo de difusión, el transporte es pasivo, lo que significa que no hay inversión de energía.

Algunas proteínas transportadoras parecen actuar de manera independiente. Otras se asocian para formar canales en la membrana plasmática y pueden adoptar formas para cerrarse o abrirse, en cuyo caso se denominan *proteínas de canal*, regulando así el transporte de solutos. El diámetro del canal regula el tamaño de las moléculas que pueden moverse de un lado al otro de la membrana. Los sitios de unión específicos también controlan los solutos que en concreto pueden entrar al canal. Los canales pueden abrirse o cerrarse según los solutos que se transporta, o debido a la acción de otras moléculas que controlan la difusión.

En ocasiones, el transporte a través de una membrana se produce *en contra* del gradiente de concentración, desde una región de menor a una de mayor concentración.

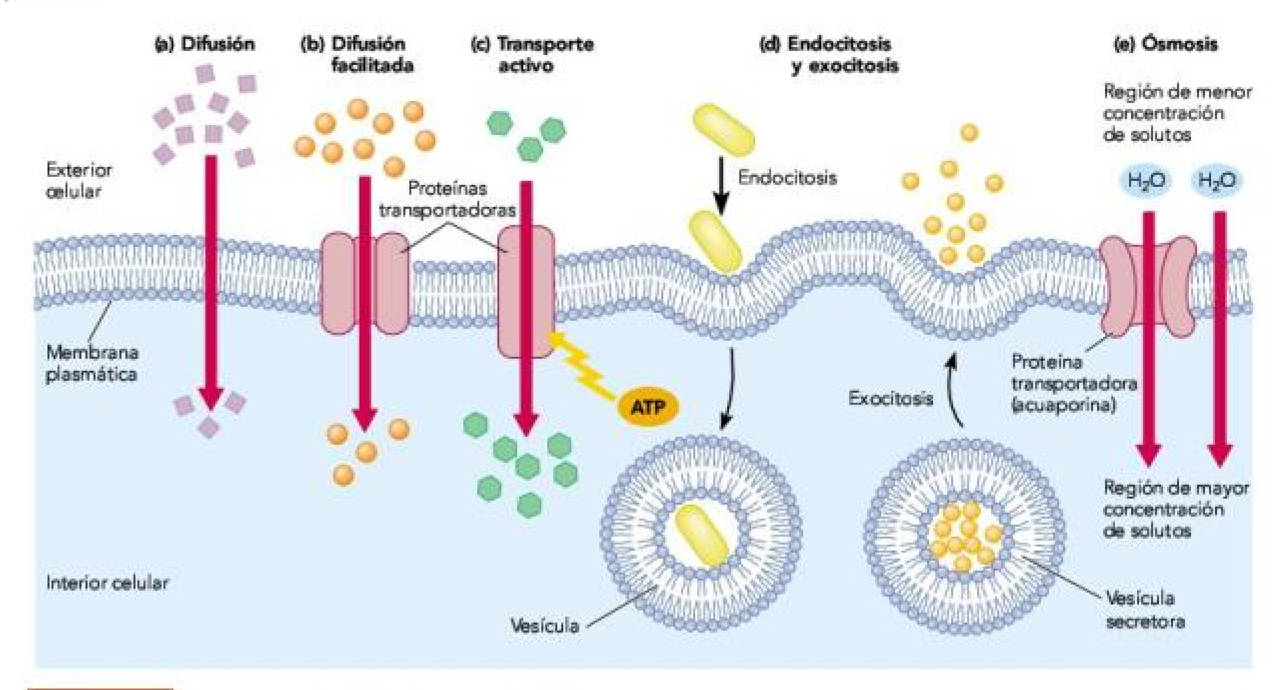



**Figura 10.1.** Transporte de moléculas a través de las membranas.

(**a**) En la difusión, el soluto se mueve espontáneamente hacia una región de menor concentración de solutos. (**b**) En la difusión facilitada, las proteínas transportadoras ayudan a los solutos a difundirse con mayor rapidez a través de la membrana. (**c**) A diferencia de la difusión y de la difusión facilitada, el transporte activo precisa energía, a medida que las proteínas transportadoras mueven los solutos «cuesta arriba» hasta una región de mayor concentración de solutos. (**d**) Las vesículas mueven las moléculas de mayor tamaño hacia el interior (endocitosis) o hacia el exterior (exocitosis) de la célula. (**e**) El movimiento de agua a través de una membrana, denominado *ósmosis*, se produce en presencia o en ausencia de proteínas transportadoras. El agua se mueve hacia una región de mayor concentración de solutos (menor concentración de agua).

Dado que este transporte precisa energía para variar el gradiente, no es pasivo, como la difusión, sino que se dice que es un **transporte activo** (Figura 10.1c). La energía para el transporte más activo procede del ATP o de la liberación de energía de las cadenas de transporte de electrones. El transporte activo puede implicar la acción de una sola proteína o de dos proteínas. Por ejemplo, una proteína transportadora en la membrana plasmática de numerosas células vegetales utiliza la energía del ATP para bombear iones de hidrógeno ($H^+$) al exterior de la célula. Una segunda proteína, denominada *proteína cotransportadora*, permite entonces que los iones $H^+$ retrocedan a través de la membrana si van acompañados de una molécula de sacarosa. La ósmosis química es una forma de transporte activo que utiliza la energía de una cadena de transporte de electrones para bombear iones $H^+$ a través de la membrana plasmática (*véanse* Capítulos 8 y 9). La carga diferencial a través de la membrana, similar a una pila, se utiliza a continuación como fuente de energía para sintetizar ATP, y los iones $H^+$ retroceden a través de la membrana por la enzima ATP sintasa.

## La exocitosis y la endocitosis sirven para transportar moléculas de gran tamaño

Las moléculas de gran tamaño y los componentes plurimoleculares suelen abandonar las células vegetales mediante **exocitosis**, un proceso mediante el cual vesículas portadoras de moléculas específicas y unidas por membranas se fusionan con la membrana plasmática para liberar su contenido de la célula (Figura 10.1d). La secreción de mucigel por parte de la cofia o caliptra, la colocación de los componentes de la pared celular y la liberación de enzimas digestivas en las plantas carnívoras son ejemplos de exocitosis vegetal. Las células vegetales también pueden absorber moléculas de gran tamaño, un proceso conocido como **endocitosis**, mediante el cual la membrana plasmática rodea una gran molécula y la aprieta, introduciéndola en una ve-



sícula en el interior de la célula. En otras palabras, la endocitosis es el proceso opuesto a la exocitosis. Puesto que las células vegetales poseen pared celular, la endocitosis no es un proceso tan importante como en las células animales. Numerosas algas unicelulares son fotosintéticas y pueden también absorber moléculas orgánicas. Las moléculas individuales se absorben mediante difusión facilitada, mientras que los fragmentos mayores de muchas moléculas pueden absorberse en ocasiones mediante endocitosis.

## La ósmosis es el movimiento de agua a través de una membrana selectivamente permeable

El término **ósmosis** (del griego *osmos*, que significa «empuje») se refiere al movimiento de agua o cualquier otro disolvente a través de una membrana selectivamente permeable. Evidentemente, en el caso de las células, el disolvente siempre es agua. El agua fluye de manera espontánea desde una región de menor concentración de solutos (mayor concentración de agua) a una de mayor concentración de solutos (menor concentración de agua) (Figura 10.1e). Aunque el agua puede pasar directamente a través de la membrana, las proteínas transportadoras de nombre *acuaporinas* suelen facilitar la ósmosis formando canales que admiten específicamente el agua.

La idea de que el agua se mueve espontáneamente hacia una región de *mayor* concentración de solutos podría no ser intuitiva. Después de todo, la difusión de un soluto implica un movimiento espontáneo «descendente» hasta una región de *menor* concentración de solutos. No obstante, se debe tener en cuenta que el agua es el disolvente, no un soluto. De hecho, su movimiento es también descendente hacia una región de menor concentración, sólo que esta región es de *agua*. En una región de mayor concentración de solutos, algunas moléculas de agua se enlazan con las moléculas de solutos, con lo que quedan menos moléculas de agua libres para el movimiento, lo que da lugar a una menor concentración de agua. En un área de menor concentración de solutos, hay menos moléculas de solutos, por lo que hay más cantidad de moléculas de agua no enlazadas, libres para el movimiento. Por eso, el agua se mueve hasta un área de menor concentración de agua (mayor concentración de solutos). La ósmosis es similar a la difusión de solutos en tanto cada sustancia se mueve de forma espontánea hacia una región donde dicha sustancia está menos concentrada. Al igual que otras sustancias que se mueven a través de una membrana, el agua tiende a fluir para igualar su concentración.

## En el crecimiento celular, el potencial osmótico del interior de la célula interactúa con la presión generada por la pared celular

Las células vegetales vivas contienen entre un 70% y un 80% de agua. Como el agua ocupa espacio, una célula que absorbe agua ha de incrementar su tamaño. Recordemos que las células de las plantas poseen paredes celulares rígidas que resisten la expansión. Por tanto, el crecimiento celular implica que la cantidad de agua se incremente y que la pared celular se debilite. El crecimiento de una célula vegetal se asemeja al crecimiento de un globo de agua dentro de una caja de cartón. Para aumentar el tamaño del globo, podemos incrementar la presión interna añadiendo más agua al globo, pero también debemos debilitar las paredes de la caja o aumentar su tamaño.

El contenido celular absorbe agua debido a una fuerza denominada **potencial osmótico**, la medida de la tendencia del agua a moverse a través de una membrana como resultado de la concentración de solutos. El potencial osmótico también recibe el nombre de *potencial de solutos*. Puesto que el agua se mueve hacia una región de mayor concentración de solutos, la dirección de su movimiento depende de las concentraciones de solutos existentes en el interior y exterior de la célula. Con frecuencia, el potencial osmótico se demuestra colocando una bolsa de solución de azúcar rodeada de una membrana en el interior de un contenedor de agua pura. Las moléculas de azúcar son solutos de gran tamaño que no pueden atravesar la membrana selectivamente permeable, mientras que las moléculas de agua más pequeñas sí pueden hacerlo. La solución de azúcar en el interior de la bolsa posee una concentración de solutos mayor que la solución en el exterior de dicha bolsa, y se dice por tanto que es **hipertónica** (del griego *hyper*, «sobre») con respecto a la solución del exterior. La solución con la menor concentración de solutos se dice que es **hipotónica** (del griego *hypo*, «por debajo»). Dadas estas condiciones, el agua fluye hacia el interior de la bolsa, expandiéndola. El flujo osmótico se produce desde una región de menor concentración de solutos (mayor concentración de agua) a una de mayor concentración de solutos (menor concentración de agua). Si ambas soluciones tuvieran una concentración de solutos equivalente, se denominarían soluciones **isotónicas** (del griego *isos*, «igual»), las cuales se caracterizan por el equilibrio, sin flujo neto de agua en cualquiera de las direcciones.

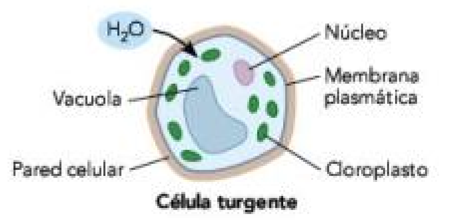
La bolsa de solución de azúcar puede compararse a un protoplasto, el contenido de la célula vegetal salvo la pared

celular. La concentración de solutos de una célula vegetal, que contiene minerales y moléculas orgánicas, como azúcares y aminoácidos, suele ser mayor que la del entorno celular. Al igual que la bolsa de solución de azúcar, una célula típica está rodeada por una solución hipotónica, lo que provoca un flujo neto de agua hacia el interior de la célula (Figura 10.2a). El protoplasto absorbe de manera espontánea el agua circundante hasta que la presión de la pared celular, conocida como **potencial de presión**, impide una mayor expansión del cloroplasto. En estas condiciones, la membrana plasmática es empujada contra la pared celular, haciendo que la célula se vuelva turgente o firme, que es el estado normal o deseable para una célula vegetal. Si las concentraciones de solutos en el interior y en el exterior de la célula son isotónicas, o iguales, el protoplasto está fláccido o flojo (Figura 10.2b). Si una gran cantidad de células se vuelven fláccidas en un vegetal, el tallo y las hojas podrían marchitarse. Si la concentración de solutos en el exterior de la célula excede la del interior, se produce un flujo neto de agua hacia el exterior, lo que hace que la membrana plasmática se aleje de la pared celular, un proceso conocido como **plasmólisis** (Figura 10.2c). Cuando se produce plasmólisis, el vegetal se marchita y las conexiones citoplásmicas entre células se rompen, de modo que el transporte floemático se frena. En casos extremos de plasmólisis, el vegetal muere.

El estado ideal de una célula vegetal difiere del de una célula animal. Como las células animales no poseen pared celular, se expanden o encogen según el agua se mueva hacia el interior o hacia el exterior de la célula, con el riesgo potencial de explotar o secarse. En una célula animal normal, las concentraciones de solutos en el interior y exterior

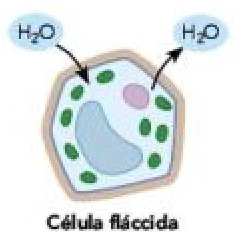
**Exterior celular:**
- Menor concentración de solutos
- Mayor potencial hídrico

**Interior celular:**
- Mayor concentración de solutos
- Menor potencial hídrico




**(a) Célula vegetal rodeada de una solución hipotónica.** Si la solución del exterior de la célula es hipotónica, se produce un flujo neto de agua hacia el interior de la célula. Éste es el estado normal de una célula vegetal, la turgencia. El protoplasto expandido presiona la membrana plasmática contra la pared celular.

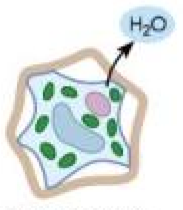
**Exterior e interior celulares:**
- Concentraciones de solutos iguales
- Potenciales hídricos iguales




**(b) Célula vegetal en condiciones isotónicas.** Si las soluciones en el interior y el exterior poseen concentraciones de solutos iguales, se produce un equilibrio. La célula vegetal está fláccida, y la pérdida de turgencia puede provocar que el tallo y las hojas se marchiten.

**Exterior celular:**
- Mayor concentración de solutos
- Menor potencial hídrico

**Interior celular:**
- Menor concentración de solutos
- Mayor potencial hídrico




**(c) Célula vegetal rodeada de una solución hipertónica.** Si la solución exterior es hipertónica, se produce un flujo neto de agua hacia el exterior de la célula. Esta pérdida de agua puede derivar en plasmólisis.

**Figura 10.2. Ósmosis y regulación del equilibrio hídrico.**

En la ósmosis, el agua se mueve desde un área de mayor potencial hídrico (menor concentración de solutos) a una de menor potencial hídrico (mayor concentración de solutos). En un medio hipotónico, la pared celular impide que la célula vegetal absorba demasiada agua y pueda explotar. Sin embargo, la pared celular no puede impedir que la célula pierda agua en un medio hipertónico, lo que puede derivar en plasmólisis.

de la célula son isotónicas. En contrapartida, el estado deseable para una célula vegetal es la turgencia, en que la célula posee una mayor concentración de solutos que su entorno.

El término **potencial hídrico** se utiliza para referirse a una medida que predice hacia dónde tenderá el agua a fluir entre una célula vegetal y su entorno, o entre las diferentes partes del vegetal, como la raíz y las hojas. El potencial hídrico se define como la combinación del potencial osmótico (el efecto de las concentraciones de solutos) y el potencial de presión (el efecto de la presión de la pared celular). Estos potenciales se miden con las mismas unidades, representadas por la letra griega *psi* ($\psi$). El potencial hídrico se identifica como $\psi_h$, el potencial de presión como $\psi_P$ y el potencial osmótico (de solutos) como $\psi_O$. La ecuación para el potencial hídrico es $\psi_h = \psi_P + \psi_O$. El potencial osmótico siempre es cero o un número negativo, mientras que el potencial de presión siempre es un número positivo. El potencial hídrico puede ser positivo, cero o negativo, dependiendo de si la célula se encoge, está en estado de equilibrio o se expande. Si el potencial osmótico y el potencial de presión se equilibran, el potencial hídrico es cero, y la célula no se expande ni se encoge. Si el potencial osmótico es más negativo (más fuerte) que el potencial de presión, entonces el potencial hídrico es negativo, y la célula se expande al absorber agua.

En la mayoría de las células vegetales vivas, el potencial hídrico suele ser cero o negativo, lo que indica que si la pared celular no estuviera presente, el protoplasto absorbería agua. Dado que estamos manejando números negativos, un potencial de agua mayor o menor quiere decir «menos negativo» o «más negativo», lo que puede resultar confuso. En términos matemáticos, un potencial hídrico menor es efectivamente un número menor (más negativo). Sin embargo, en términos físicos, una célula u órgano vegetal con un potencial hídrico menor (más negativo) posee una *mayor* capacidad de absorción de agua. Luego, si hablamos del potencial hídrico, podríamos aplicar la máxima de «menos es más». Recordemos simplemente que un potencial hídrico más negativo implica una mayor capacidad de absorción de agua. El agua se mueve de una región de mayor a una de menor potencial hídrico, esto es, desde donde el potencial hídrico es cero o negativo, hasta donde es más negativo. Con respecto al flujo general de agua en una planta, el potencial hídrico se vuelve cada vez más negativo (más fuerte), a medida que el agua se mueve de la raíz a las hojas. Las células foliares poseen mayor capacidad de absorción de agua que las células radiculares.

## EL FASCINANTE MUNDO DE LAS PLANTAS

### La fuerza de los vegetales

La fuerza del potencial hídrico mediante el cual la célula se expande y absorbe agua suele estar entre 2 y 6 atmósferas. Las semillas en germinación utilizan la presión generada por el potencial hídrico para abrirse paso a través del suelo, hojas y otros materiales que las hayan cubierto. Entretanto, a medida que la raíz se expande, genera importantes presiones que la ayudan a penetrar en el suelo. Pensemos en el esfuerzo necesario para cavar con una pala un agujero en un suelo seco y duro. Ciertamente, las raíces vegetales pueden penetrar este denso material.

Un efecto obvio de la fuerza de los vegetales se aprecia en las aceras de las ciudades, que con frecuencia se desplazan, levantan e incluso rompen debido al crecimiento de las raíces vegetales. De manera no tan obvia, numerosos sistemas domésticos de desagüe se han visto dañados por el crecimiento de raíces hacia una fuente de agua.

En la naturaleza, las plántulas de árboles germinan en ocasiones en grietas en lo alto de enormes rocas y terminan por dividirlas completamente en dos. Asimismo, las plantas de interior pueden romper las macetas como resultado del crecimiento radical. Incluso las pequeñas plántulas pueden elevar pedruscos de varias veces su tamaño durante la germinación.



Desperfectos en una acera provocados por raíces.

La presión del potencial hídrico puede expresarse matemáticamente de diversas maneras, utilizando unidades como atmósferas, milímetros de mercurio (mm de Hg), kilopascales (KPa) y libras por pulgada cuadrada (sistema anglosajón). Por ejemplo, si estamos a nivel del mar, la presión de todos los gases atmosféricos es de 1 atmósfera, 760 mm de Hg, 101,3 KPa, 0,101 megapascales (MPa) o 17,4 libras por pulgada cuadrada. Comparativamente, los vástagos y raíces en crecimiento generan potenciales hídricos de entre 2 y 12 atmósferas. Así, no es de extrañar que las raíces en crecimiento puedan levantar secciones del pavimento o hacer caer muros de contención (*véase* el cuadro *El fascinante mundo de las plantas* en la página 247).

El potencial hídrico generado por una célula u órgano vegetal puede medirse de diferentes maneras. La célula u órgano puede ponerse en competencia por el agua disponible con una solución externa, que no tiene acceso a dicha célula u órgano. La concentración mínima de la solución que detiene la expansión de la célula o del órgano vegetal es igual al potencial hídrico. O bien, se puede colocar tejido vegetal en una cámara cerrada permitiéndole la absorción de agua de un pequeño suministro, con la temperatura del agua estrictamente controlada. A medida que el agua se evapora, la temperatura del agua restante se enfría, lo que indica la tasa de evaporación. La tasa de evaporación se controla electrónicamente para medir el movimiento de agua en el interior de la célula u órgano vegetal.

### Repaso de la sección

1. **Explica la diferencia entre transporte simplástico y transporte apoplástico.**
2. **¿En qué se diferencian la difusión facilitada y la difusión simple?**
3. **Compara y contrasta la ósmosis y la difusión de solutos.**
4. **¿Cómo afectan las variaciones en la concentración de solutos a una célula vegetal?**
5. **¿Qué es el potencial hídrico?**

## Movimiento y absorción de agua y solutos en los vegetales

Una vez estudiado el transporte celular, nos centraremos ahora en el movimiento general de agua y solutos en un vegetal. Los vegetales obtienen el agua y los minerales del suelo, y se sirven del xilema para transportarlos desde la raíz hasta el resto del vegetal. Las hojas necesitan el agua y los minerales para llevar a cabo la fotosíntesis y para sintetizar los numerosos tipos de moléculas utilizados por las plantas. En las hojas, la fotosíntesis y otros procesos bioquímicos fabrican azúcar y otras moléculas orgánicas, que el floema se encarga de transportar a toda la planta (Figura 10.3).

### La evaporación del agua en las hojas hace subir el agua desde la raíz a través del xilema

El sistema vascular transporta agua, minerales y moléculas orgánicas por toda la planta. El xilema se compone de traqueidas y, en el caso de las plantas con flores, de elementos de los vasos (*véase* el Capítulo 4). Estas células muertas se hacen cargo del transporte de agua y minerales desde la raíz hasta el tallo y las hojas, donde el agua se evapora por los estomas mediante el proceso conocido como *transpiración*.

Un árbol de gran tamaño en un bosque puede transpirar entre 700 y 3.500 litros al día durante el verano. En comparación, una típica planta de cultivo transpira mucho menos. Por ejemplo, el maíz transpira aproximadamente 2 litros por día y planta. Con todo, esta cantidad sigue siendo significativa, pues supone una transpiración diaria de 60.000 litros por media hectárea, un área de aproximadamente el tamaño de un campo de fútbol. Durante un período vegetativo, media hectárea de maíz utilizará 6 millones de litros. Si esta cantidad de agua se concentrara al mismo tiempo en esa media hectárea, alcanzaría medio metro de profundidad. En consecuencia, los agrónomos están interesados en desarrollar plantas de cultivo que necesiten menos agua (*véase* el cuadro *Biotecnología* en la página 248). La planta necesita agua para el crecimiento y la fotosíntesis celulares, así como para procurar minerales para la biosíntesis de proteínas, nucleótidos y otras moléculas. Con todo, bastarían pequeñas cantidades de agua para suplir estas necesidades.

En realidad, la transpiración, que parece implicar una pérdida de agua, cumple con dos funciones necesarias. En primer lugar, refresca las hojas, que se calientan debido a la luz solar absorbida en la fotosíntesis. En segundo lugar, funciona como una bomba que tira del agua y de los minerales hidrosolubles desde la raíz. El hecho de que una planta bombee agua desde la parte superior era chocante para los fisiólogos vegetales, teniendo en cuenta cómo funciona una bomba mecánica, como por ejemplo, una

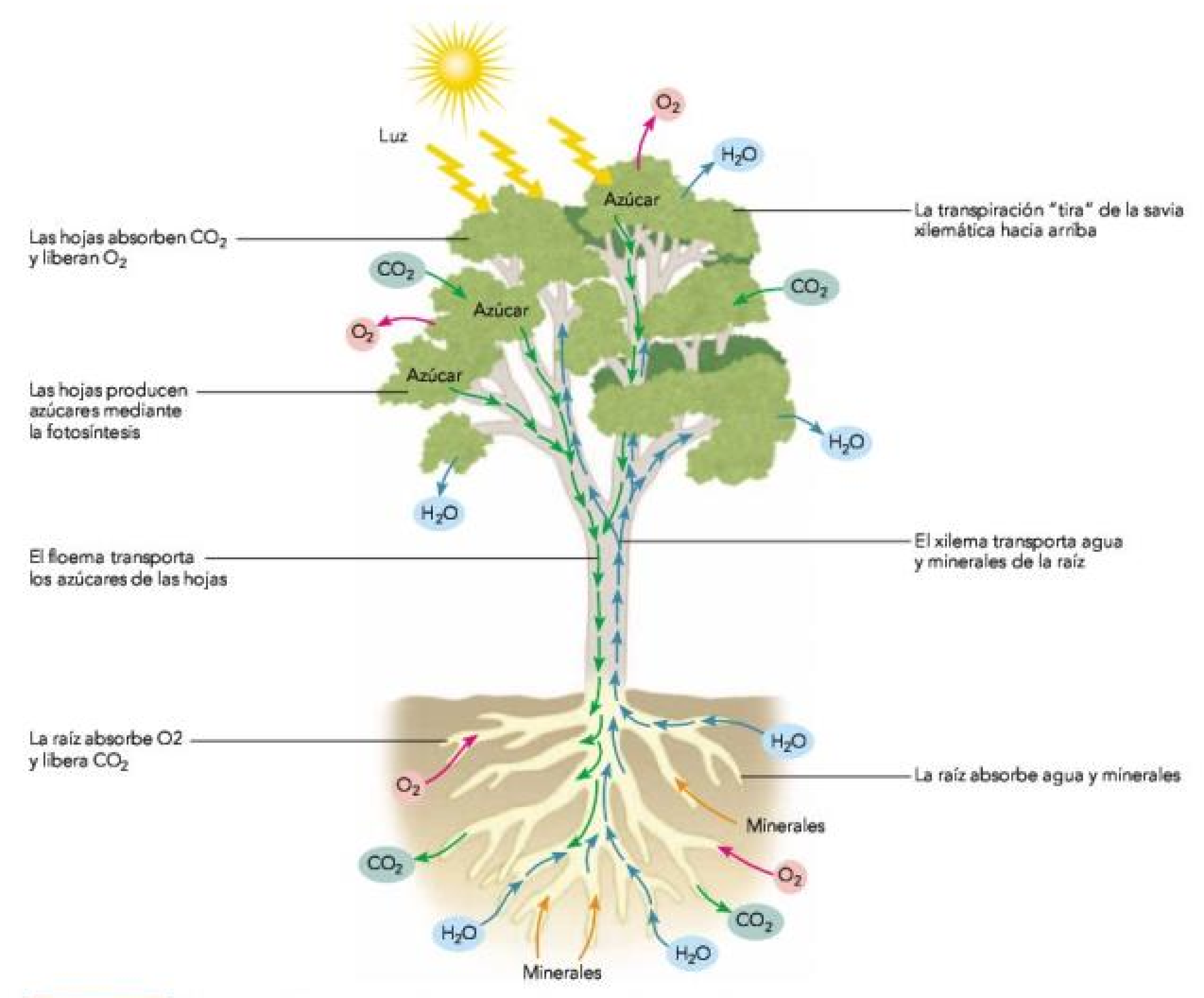



**Figura 10.3.** Esquema del transporte de agua y solutos en los vegetales.

bomba para un pozo. Una bomba situada en lo alto de un pozo de agua sólo puede bombear a 10,36 m o menos, puesto que las columnas de agua mayores de 10,36 m se romperían a causa de su peso. Por este motivo, la mayoría de los pozos poseen bombas en la base, donde no tiene lugar esta limitación. Entonces, ¿cómo se bombea el agua desde la parte superior de una planta?

Las plantas, y en especial los árboles de gran altura, son capaces de «bombear» desde la parte superior de la columna de agua gracias al diseño del tejido xilemático y a las características del agua. El agua es una **molécula polar**, es decir, una molécula con polos cargados positiva y negativamente. Por lo tanto, el polo positivo de una molécula de agua atrae al polo negativo de otra. Esta característica ayuda a explicar tres comportamientos de las moléculas de agua: adhesión, cohesión y tensión.

- **Adhesión** es la atracción entre diferentes tipos de moléculas. En las plantas, la adhesión se produce entre las moléculas de agua y las moléculas de la pared celular. El agua se mueve hacia la parte superior del vegetal en una corriente continua que en ocasiones se interpreta como una columna de agua. En realidad, la columna pasa a través de millones de estrechas células xilemáticas, donde las paredes de celulosa se adhieren a las moléculas de agua, uniéndose y sujetando diminutos

BIOTECNOLOGÍA

## Cultivos con un uso eficaz del agua

¿Pueden los científicos desarrollar plantas que utilicen menos agua y lleven a cabo una transpiración más eficaz? De manera indirecta, *cualquier* incremento en eficiencia se traduce en un ahorro de agua. Si el vegetal cuenta con un período de tiempo menor para alcanzar la madurez, o una fotorrespiración más reducida, o una arquitectura que produzca más semillas en cada vegetal, el efecto neto es el ahorro de agua. Por ejemplo, los siguientes rasgos ayudan al trigo a tolerar las sequías:

- El tamaño grande en las semillas aprovisiona más alimentos para la germinación en suelos secos y duros.
- Los coleóptilos largos (la cobertura que envuelve las primeras hojas que se abren paso a través del suelo) permiten una siembra más profunda, donde el suelo es más frío y posee más humedad.
- Las hojas más delgadas y anchas dan sombra al suelo y difunden el calor con mayor rapidez.
- El crecimiento postrado (horizontal) da sombra al suelo.
- La alta capacidad fotosintética de la espiga floral conlleva un desarrollo rápido de la semilla.
- El ajuste rápido a la presión osmótica conlleva que las células produzcan solutos extra para evitar la pérdida de agua.
- La acumulación de ácido abscísico controla el cierre de los estomas y, en consecuencia, la pérdida de agua.
- Las hojas vellosas y cerosas difunden la luz solar e impiden la pérdida de agua por las células epidérmicas.
- La tolerancia al calor ofrece protección ante las elevadas temperaturas que suelen acompañar a las sequías.

Una variedad de trigo con estos rasgos puede lograrse mediante la reproducción tradicional o mediante Ingeniería Genética, si se identifican los genes en cuestión.

El uso de la Ingeniería Genética para mejorar la tolerancia a las sequías es objeto de un creciente interés y sigue numerosas rutas experimentales. He aquí tres ejemplos que nos sirven a modo de introducción:

Los científicos están interesados en la producción de plantas mediante Ingeniería Genética que conviertan el azúcar de mesa, la sacarosa, en polímeros de azúcar denominados *fructanos de cadena corta*, producidos de manera natural por algunas plantas, como la cebolla. Estas moléculas tienen un sabor más dulce que la sacarosa, pero no aportan calorías al ser humano. En la actualidad, la síntesis de fructanos de cadena corta supone un proceso industrial costoso. Un beneficio agronómico derivado de esta investigación ha sido el descubrimiento de que las plantas modificadas genéticamente para producir fructanos de cadena corta presentan también una tolerancia superior a las sequías. Semejante aumento de la tolerancia puede deberse a las interacciones con las membranas o a que las moléculas actúan como un protector osmótico que no circula hacia el exterior de las células.

La exitosa introducción de la ruta fotosintética $C_4$ en el arroz (*véase* el Capítulo 14) debería incrementar de manera señalada la producción bajo las condiciones de temperaturas y niveles de luz elevados en las que el arroz crece.

Algunos científicos de la Universidad de California produjeron *Arabidopsis* hipersensible al ácido abscísico, con lo que cierra sus estomas con mayor rapidez en respuesta al incremento de stress (hídrico). Después de no regarlos durante 12 días, los vegetales modificados genéticamente presentaban un aspecto sano, mientras que las plantas normales estaban marchitas y mustias.

Aunque dichos vegetales no se ven aún en las tierras de cultivo, estos fascinantes resultados garantizan la continuación de las investigaciones.



Campos de regadío en Oregón.

segmentos de la columna. Por tanto, la columna no corre el riesgo de romperse debido a su propio peso. Las toallitas de papel, fabricadas a partir de pulpa de madera, son una buena muestra de la adhesión de la celulosa a las moléculas de agua.

- Las columnas de agua del xilema también presentan **cohesión**, la atracción entre moléculas del mismo tipo. Puesto que son muy polares, las moléculas de agua se enlazan unas con otras, lo que ayuda a sostener la columna de agua.

- Las columnas de agua del xilema experimentan **tensión**, la presión negativa sobre el agua o soluciones. En el xilema, la transpiración a través de los estomas es la causante de la tensión. El agua que se evapora de los estomas hacia el aire «tira» de la columna de agua hacia arriba, de forma parecida a cuando una persona sorbe por una pajita, «tirando» del fluido hacia arriba. En las plantas, la tensión se transmite de manera descendente por el tallo o tronco. De hecho, el diámetro del tronco de un árbol se encoge durante la transpiración, del mismo modo que, al sorber enérgicamente por una pajita, ésta se deforma.

La mayoría de fisiólogos recurren a la **teoría de la tensión-colisión** para explicar el transporte en el xilema (Figura 10.4). En realidad, mientras que tanto la tensión como la cohesión son importantes, la adhesión es esencial. Un pozo de agua de 15,2 m de profundidad no puede bombearse desde la parte superior. Sin embargo, mediante la transpiración, un árbol de 15,2 m puede «tirar» del agua desde la base del árbol hasta la parte superior. Dos diferencias importantes explican el fallo del pozo y el logro del árbol. En ambos casos, la columna de agua presenta la cohesión entre las moléculas de agua y la tensión creada por la bomba. A diferencia del árbol, el canal por el que asciende el agua del pozo no se encoge en respuesta a la tensión, de modo que la tensión originada por la bomba no se transmite hacia la parte inferior de la columna. La otra diferencia es que el canal del pozo posee pocos componentes adhesivos, si no ninguno.

Algunos estudios con isótopos radiactivos disueltos en agua han mostrado con claridad que el xilema transporta agua. En ocasiones, la tensión de la columna de agua en un tallo hace que se rompa y que se formen burbujas de aire. En algunos casos, los vegetales pueden reparar el daño volviendo a disolver la burbuja de aire, normalmente durante la noche. Esto sucede porque la presión de los tejidos de alrededor reconducen el agua con la burbuja de aire hacia el interior de la célula, reduciendo el tamaño de la burbuja y, por ende, eliminándola. Puesto que hay numerosas células individuales en el xilema, las burbujas de aire suelen limitarse a unas pocas traqueidas, y la corriente de agua simplemente fluye alrededor de ellas. En el caso de los vasos, la ruptura de una columna de agua interrumpe el transporte en todo el vaso, no sólo en uno de sus elementos. Los árboles de más altura corren un mayor riesgo de ruptura de columnas de agua. Una tasa de transpiración más elevada aumenta la tensión en las columnas y, por tanto, el riesgo de ruptura. Los árboles más altos,

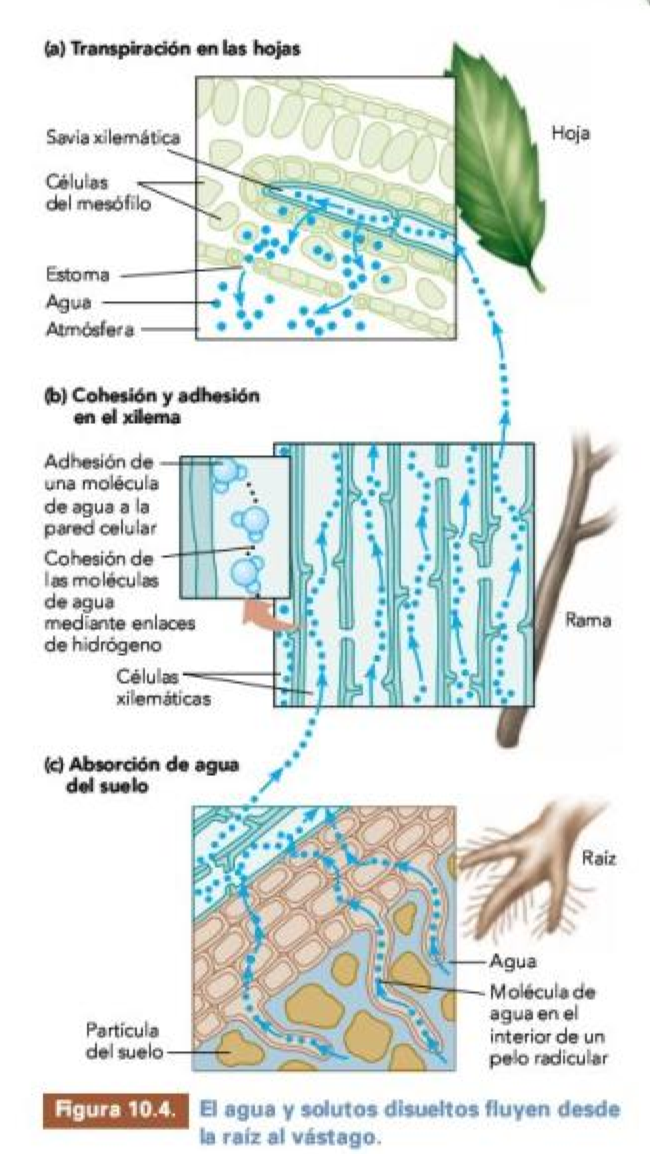



**Figura 10.4.** **El agua y solutos disueltos fluyen desde la raíz al vástago.**

(**a**) La evaporación de agua a través de los estomas genera un gradiente de potencial hídrico que es más negativo en la parte superior del árbol. (**b**) La cohesión de moléculas de agua entre sí y su adhesión a las paredes de celulosa de las traqueidas mantienen la columna de savia intacta. (**c**) La raíz absorbe agua del suelo.

como las secuoyas costeras, viven en un hábitat húmedo con niebla abundante y niveles bajos o moderados de transpiración.

Como resultado de la transpiración, el potencial hídrico se vuelve cada vez más negativo a medida que el agua se mueve desde el suelo hacia las hojas. Por ejemplo, el potencial hídrico del suelo podría ser −0,3 MPa, mientras

que el de los pelos radicales es −0,6 MPa. Por consiguiente, el agua fluirá del suelo hacia el interior de la raíz. A mitad del tronco, el potencial hídrico sería −0,7 MPa, mientras que en la hoja descendería a −3,0 MPa. El potencial hídrico del aire en el exterior de la hoja podría estar entre −5,0 MPa y −100,0 MPa. De este modo, un potencial hídrico cada vez más negativo mantiene el flujo de agua desde el suelo hacia el interior y hacia arriba, en el tallo (tronco), y hacia el exterior, al aire, en las hojas.

La absorción de agua en la raíz se produce a través de las largas células epidérmicas conocidas como *pelos radicales*, que se desarrollan justo por encima del meristemo apical de la raíz (*véase* el Capítulo 4). El potencial hídrico de los pelos radicales refleja si el vegetal necesita agua o no. Los pelos radicales también compiten directamente con las partículas del suelo por el agua y pueden ganar o perder, dependiendo de lo seco que esté el suelo. Entre los pelos radicales y la endodermis, el agua puede fluir entre las células (transporte apoplástico) o a través del citoplasma de dichas células (transporte simplástico) (Figura 10.5). No obstante, cuando el agua alcanza la endodermis, la banda de Caspary se asegura de que el agua y los minerales disueltos se filtren a través de las células endodérmicas, dando así a la membrana la oportunidad de controlar la absorción de iones (*véase* el Capítulo 5).

El potencial hídrico negativo de las células radicales resulta en una absorción de agua suficiente como para generar presión en la raíz. Si se corta un tallo, la raíz continúa impulsando agua hacia arriba por él. El agua que la presión radical empuja hacia el interior del tallo podría terminar abandonando las hojas en forma de gotitas a través de regiones epidérmicas especializadas, mediante un proceso denominado **exudación**, también conocido como **gutación**. Los primeros investigadores creyeron que la presión radical era responsable del movimiento de agua hasta la parte superior de los árboles de gran altura, pues funcionaba como una bomba en la base de un pozo. Sin embargo, la presión radical sólo puede mover el agua alrededor de un metro, y es más lenta durante el día, cuando la transpiración es máxima. El potencial hídrico de los órganos vegetales puede medirse aplicando presión en el interior de un contenedor hermético. Por ejemplo, se puede colocar un tallo en dicho contenedor, con un extremo cortado sobresaliendo por un agujero en la parte superior. Se aplica presión hasta que aparece agua en el extremo sobresaliente del tallo cortado o en los estomas de las hojas. En este momento, la presión aplicada es igual al potencial hídrico del tallo.

## Los estomas controlan el intercambio de gases y la pérdida de agua de las plantas

Las plantas deben mantener la suficiente cantidad de agua en los tejidos para evitar la pérdida de turgencia y el consiguiente marchitamiento, que sucede cuando la membrana plasmática no está presionando su pared celular. La

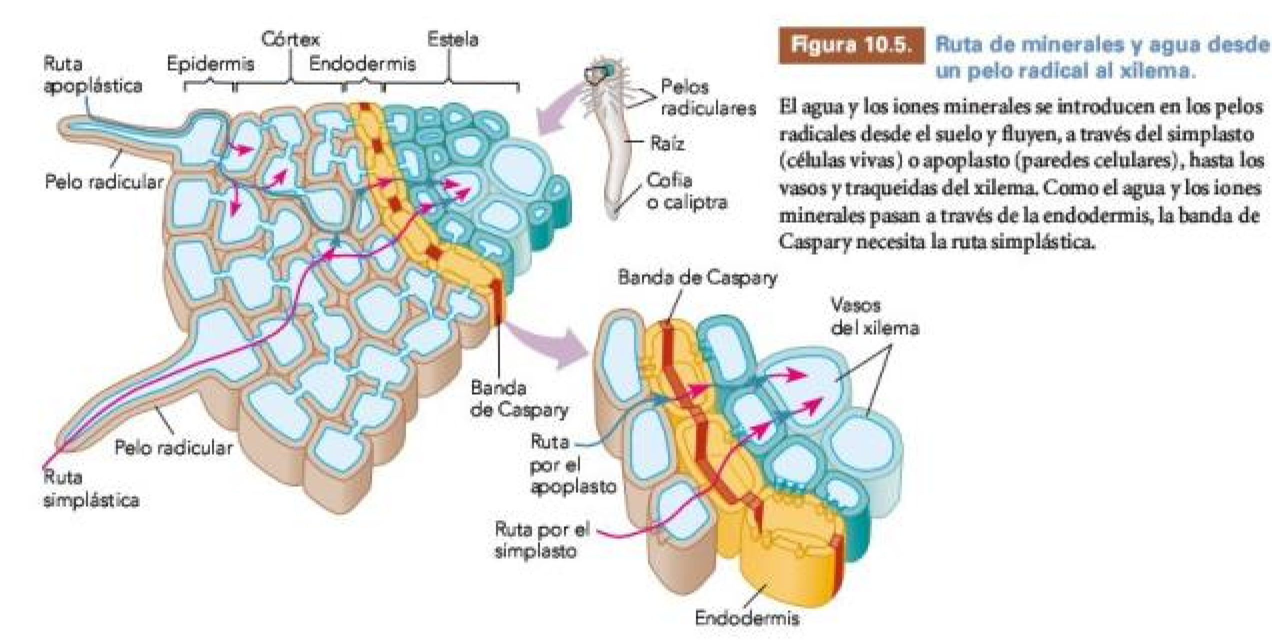



**Figura 10.5. Ruta de minerales y agua desde un pelo radical al xilema.**

El agua y los iones minerales se introducen en los pelos radicales desde el suelo y fluyen, a través del simplasto (células vivas) o apoplasto (paredes celulares), hasta los vasos y traqueidas del xilema. Como el agua y los iones minerales pasan a través de la endodermis, la banda de Caspary necesita la ruta simplástica.

pérdida de turgencia interrumpe la comunicación intercelular, así como el suministro de nutrientes y hormonas preciso para mantener a la planta y controlar su funcionamiento. Como resultado de la elevada tasa de transpiración necesaria para el enfriamiento de las hojas y para bombear el agua desde la raíz, pueden producirse con rapidez grandes y peligrosas pérdidas de agua. La planta ha de ser capaz de responder a una serie de estímulos medioambientales para controlar el equilibrio hídrico, es decir, que el potencial hídrico de una célula o tejido sea cero.

La capa cerosa denominada cutícula, presente en la parte externa de la mayoría de las células epidérmicas foliares, evita que se pierda demasiada agua. El 90% de la pérdida de agua en un vegetal se produce a través de los estomas, los poros rodeados de las células oclusivas o de guarda. Los estomas se localizan en la epidermis de todas las partes superficiales del vegetal, y el lugar en el que son más frecuentes es en el envés de las hojas, donde la temperatura es más baja y hay menos probabilidades de que el polvo depositado por el aire los obstruya. En la superficie foliar, puede haber hasta 10.000 estomas por centímetro cuadrado.

Cuando hay suficiente agua disponible, las células oclusivas fotosintéticas de los estomas absorben agua y se curvan, como globos inflados en exceso, para abrir un poro que permite el intercambio de gases con los espacios de aire que constituyen del 15% al 40% de la parte interna de una hoja (Figura 10.6). Los estomas se abren en respues-

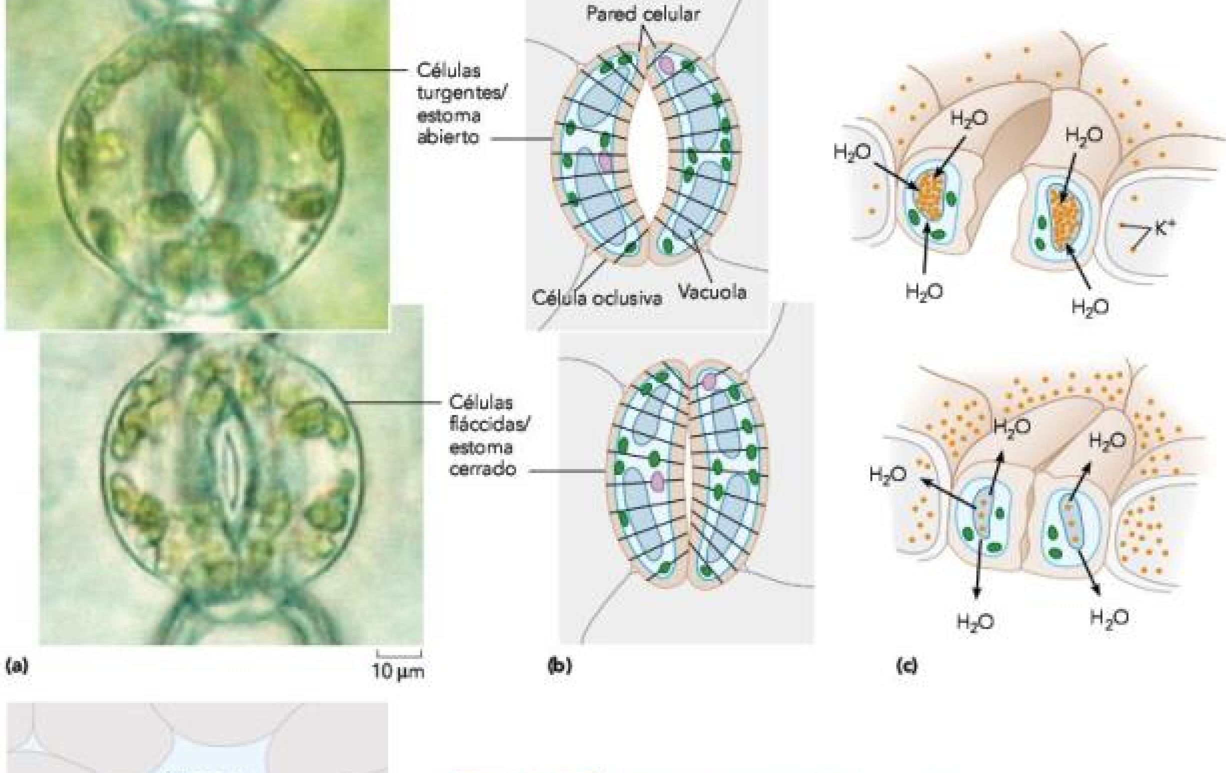



**Figura 10.6. Apertura y cierre de los estomas.**
**(a)** Estomas abiertos y cerrados en una hoja de cinta (*Chlorophytum comosum*). **(b)** La orientación de las microfibrillas de celulosa ocasiona que las células oclusivas se alarguen en lugar de ensancharse a medida que absorben agua. De esta manera, se tuercen, abriendo el poro del estoma hacia el interior de la hoja. **(c)** Los iones de potasio ($K^+$) se mueven hacia el interior de las células oclusivas para provocar la absorción de agua y la apertura del poro del estoma. **(d)** En el interior de la hoja, el vapor de agua es abundante, la humedad es elevada y el potencial hídrico es negativo. En el exterior de la hoja, el vapor de agua es menos abundante, la humedad es más baja y el potencial hídrico es muy negativo.

ta a la decreciente concentración interna de $CO_2$ y a la luz azul del espectro visible. Se cierran en respuesta a la creciente concentración interna de $CO_2$, a temperaturas elevadas, al viento, a la falta de humedad y a la acción de la hormona **ácido abscísico** (**ABA**). En un típico día de verano, los estomas se cierran al amanecer. A medida que la luz solar estimula la fotosíntesis, los estomas se abren en respuesta al nivel de $CO_2$ y a la luz azul, y permanecen abiertos hasta el anochecer, salvo si aparecen condiciones que suscitan la pérdida de agua.

El ácido abscísico controla la apertura y cierre de los estomas por parte de las células oclusivas. Cuando existe un nivel alto de ABA en dichas células, éstas pierden agua, y el poro se cierra. El ácido abscísico, que se produce en la raíz en respuesta a un suelo seco, se transporta a las hojas y da aviso anticipado de una sequía. Cuando existen niveles bajos de ABA en las células oclusivas, éstas absorben agua, y el poro se abre.

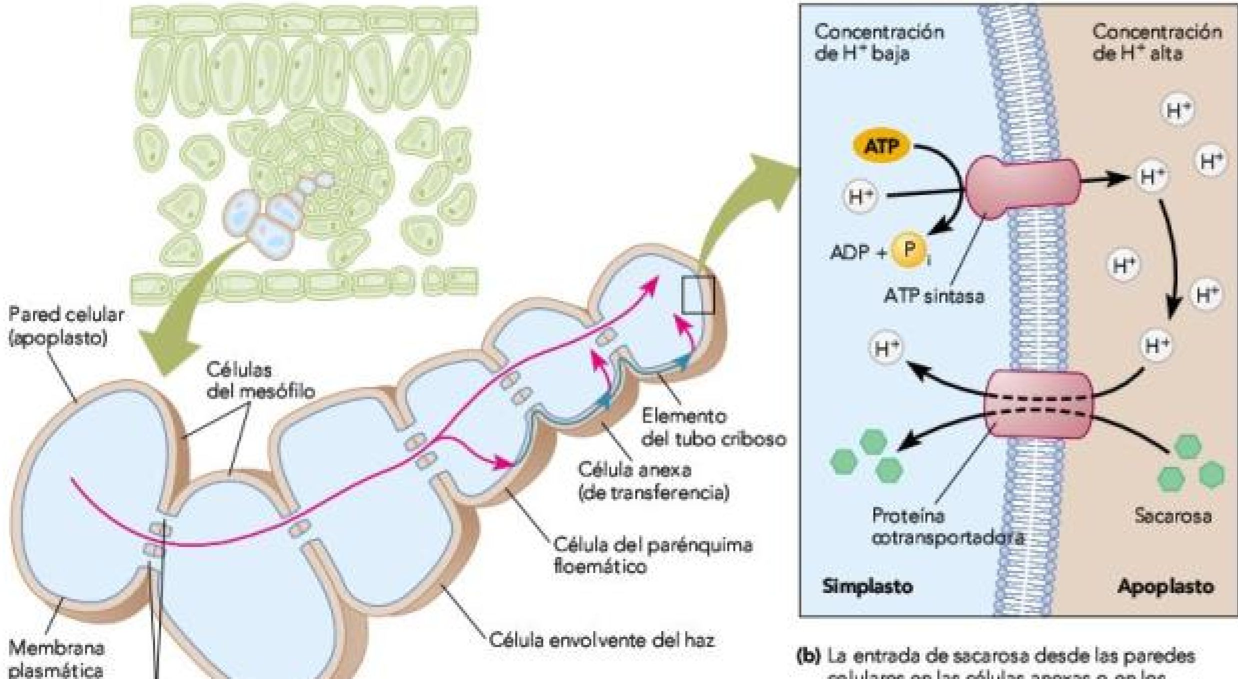
Mediante el control del diámetro de los estomas, el vegetal puede regular la tasa de pérdida de agua provocada por la transpiración. En días calurosos, secos y ventosos, los estomas permanecen cerrados. Evidentemente, el cierre de los estomas ahorra agua, pero también reduce la absorción del $CO_2$ necesario para la fotosíntesis. En estas condiciones, el vegetal perderá carbono a través de la fotorrespiración (*véase* el Capítulo 8). Las plantas están constituidas de forma que los estomas se cierran, dando lugar a una fotosíntesis menor, antes de que la fotorrespiración aumente notablemente.

## Los azúcares y otras moléculas orgánicas se mueven desde las hojas hasta la raíz a través del floema

En las plantas, el transporte de azúcar y otras moléculas orgánicas tiene lugar en el floema. En el floema de las plantas con flores, las moléculas orgánicas se transportan a través de los elementos de los tubos cribosos y sus células anexas (*véase* el Capítulo 3). El floema mueve la savia desde la zona fuente de azúcares hasta la zona sumidero de azúcares. Una **fuente de azúcares** es la parte de un vegetal (generalmente las hojas y tallos verdes) que produce azúcar. Un **sumidero de azúcares** es la parte de un vegetal que fundamentalmente consume o almacena azúcar, como la raíz, el tallo y los frutos. El transporte de azúcar es impulsado por la absorción de agua y, en consecuencia, es necesaria la presencia de la membrana plasmática selectivamente permeable de una célula viva.

Al igual que sucede con el agua y los minerales, el azúcar y otras moléculas orgánicas pueden moverse mediante transporte simplástico o transporte apoplástico. En el caso del azúcar, el azúcar sintetizado en las células del mesófilo foliar debe transportarse a las células del floema (Figura 10.7a). El transporte simplástico es más común en los vegetales de climas cálidos, en los que las moléculas permanecen en el interior de las células para pasar a través de los plasmodesmos (canales intercelulares) desde las células del mesófilo hasta las células floemáticas. El transporte simplástico es más común en los vegetales de climas templados o fríos, en los que las moléculas siguen una ruta externa a la membrana plasmática a medida que se mueven desde las células del mesófilo hacia el floema. Con frecuencia, estos vegetales almacenan azúcar en las paredes celulares de las células cercanas al floema. Las células anexas absorben el azúcar y lo pasan a los elementos de los tubos cribosos a través de los plasmodesmos. Algunas células anexas presentan protuberancias y crecimientos internos que aumentan la superficie entre ellas y los elementos de los tubos cribosos. Dichas células anexas modificadas se conocen como *células de transferencia*.

Cuando las moléculas transportadas en la ruta apoplástica se adentran en los elementos de los tubos cribosos, se precisa energía, como cuando se utiliza el ATP para bombear iones $H^+$ hacia el exterior de las células (Figura 10.7b). A continuación, los iones $H^+$ y las moléculas de azúcar entran juntos en la célula, con la ayuda de una proteína cotransportadora. El mecanismo de transporte del floema es diferente al movimiento de agua y minerales en el xilema inducido por la transpiración. En el floema, el azúcar que pasa a los elementos de los tubos cribosos genera potencial osmótico y absorción de agua. La presión de turgencia desarrollada por la absorción de agua mueve el agua y el azúcar en sentido descendente por el floema, hasta que el azúcar se deposita en las células radicales y en otras células necesitadas de energía. Los poros abiertos en cada extremo de un elemento del tubo criboso permiten que se establezcan conexiones directas entre las células, de manera que la solución de azúcar puede moverse con facilidad por el floema. Si se añade más presión en el extremo hoja (fuente de azúcares) y se reduce en el extremo raíz (sumidero de azúcares), la savia floemática continúa en movimiento. Cuando el azúcar alcanza los sumideros de azúcares, como la raíz, el agua abandona los elementos de los tubos cribosos portando solutos, como azúcar. Propuesto por primera vez por Ernst Munch en 1927, el mecanismo de transporte floemático se conoce como **hipótesis presión-flujo** (Figura 10.8). Pese a que se requiere la presencia de células vivas, el proceso de transporte real, inducido por ósmosis, es pasivo.




**(a)** Desde la célula del mesófilo fotosintético, la sacarosa sigue una ruta simplástica hacia el interior del parénquima floemático. A continuación, la ruta puede ser apoplástica o simplástica hasta las células anexas y los elementos de los tubos cribosos.

**(b)** La entrada de sacarosa desde las paredes celulares en las células anexas o en los elementos de los tubos cribosos implica el bombeo de iones de hidrógeno para generar un gradiente de energía y el co-transporte de los iones de hidrógeno de vuelta hacia las células.

**Figura 10.7.** Transporte de la sacarosa al floema.

Los áfidos (pulgones) chupadores de floema han facilitado información muy valiosa sobre el transporte floemático. La savia floemática contiene entre un 10% y un 20% de azúcar, y otras moléculas orgánicas en menor porcentaje, como los aminoácidos. Un áfido común se alimenta introduciendo su puntiagudo aguijón en forma de pajita a través del tejido de la hoja o del tallo, hacia el interior del floema, rico en azúcar. La presión de turgencia de los elementos de los tubos cribosos empuja entonces la savia floemática a través del intestino del áfido para emerger como gotas de «melaza» por el extremo del abdomen del insecto. Si se anestesia el áfido para evitar la retirada del aguijón de la planta, y en cambio se retira el resto de su cuerpo, el aguijón exuda savia floemática pura durante varias horas, sirviendo de surtidor para los botánicos, que lo pueden utilizar para medir el flujo (Figura 10.9). La savia floemática se mueve a una velocidad de hasta 1 m por hora. Ni la difusión ni la corriente citoplásmica pueden alcanzar una velocidad tan grande. La presión desarrollada en las células floemáticas de las hojas por la absorción osmótica de agua es la explicación de semejantes tasas de transporte.

## Repaso de la sección

1. **Define la transpiración y explica cómo llega el agua a la parte superior de los árboles de gran altura.**
2. **¿Cómo controlan los estomas el intercambio de gases y la pérdida de agua?**
3. **¿Cómo llega el azúcar desde las hojas hasta la raíz?**

# Suelo y minerales, nutrición de los vegetales

Ya sabemos que los vegetales obtienen los minerales que necesitan del suelo. La absorción de iones minerales se produce a través de los pelos radicales al mismo tiempo

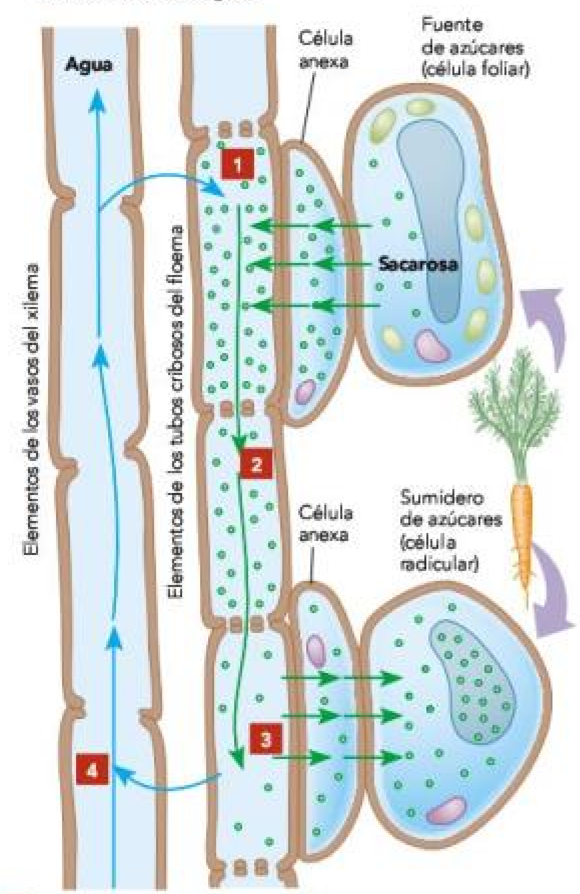



**Figura 10.8.** Flujo de presión en los elementos de los tubos cribosos.

En este ejemplo, la fuente de azúcares es una célula foliar y el sumidero es una célula radical.

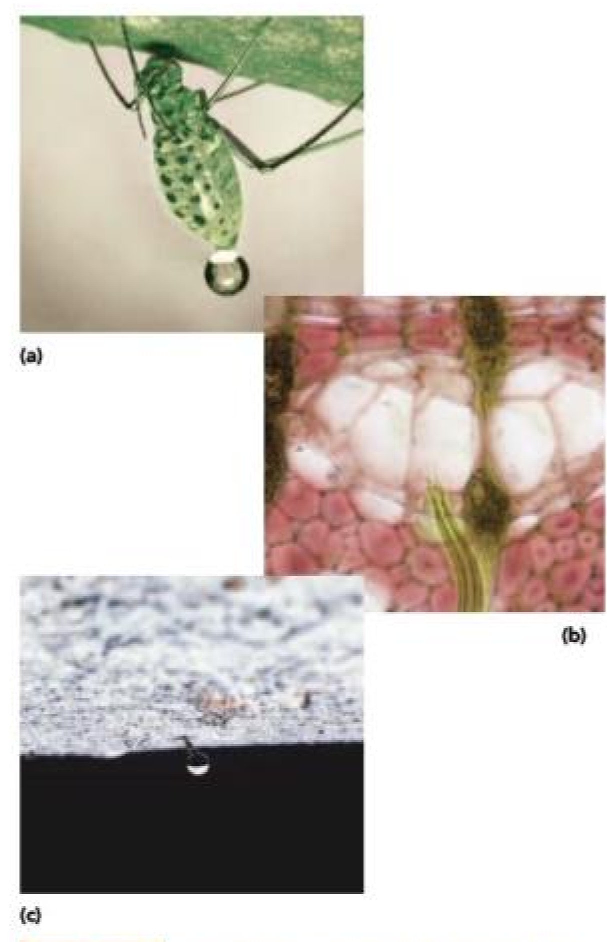



**Figura 10.9.** Empleo de áfidos para estudiar el flujo de la savia floemática.

**(a)** La presión del tubo criboso empuja la savia floemática hacia el interior del áfido. **(b)** El áfido introduce su aguijón directamente en un elemento del tubo criboso del floema. **(c)** Si se retira el insecto, se puede recoger la savia floemática del aguijón para medir el flujo.

que la absorción de agua, y el transporte de la solución se produce a través del xilema. En esta sección, conoceremos la estructura del suelo y cómo éste enlaza las moléculas de soluto con agua.

## El suelo está formado por partículas de rocas superficiales rodeadas de cargas negativas, que promueven los enlaces entre agua y minerales

Las rocas, desgastadas por el viento y la lluvia, y fracturadas por la expansión del agua convertida en hielo, se rompen para dar lugar a piedras y gravilla, así terminan por convertirse en tierra o suelo. Las bacterias, algas, hongos, líquenes (asociaciones de algas y hongos), musgos y raíces vegetales segregan ácidos que contribuyen a la ruptura de

las rocas para convertirse en suelo. Las partículas del suelo se clasifican según el tamaño y pueden ser **arena**, que comprende las partículas de entre 0,02 mm y 2 mm de diámetro; **limo**, que engloba las partículas de entre 0,002 mm y 0, 02 mm de diámetro, y **arcilla**, compuesta por las partículas cuyo diámetro es menor de 0,002 mm.

El suelo se divide en capas denominadas **horizontes** (Figura 10.10). En una vista simplificada, el horizonte superior u horizonte A es el **suelo** o **tierra vegetal**, que abarca las partículas de suelo más pequeñas y es el más adecuado para el crecimiento vegetal. El suelo o tierra vegetal varía en profundidad desde unos pocos milímetros hasta un metro y, por lo general, contiene las partículas de los tres tamaños básicos (arena, limo y arcilla); materia orgánica en descomposición, que se conoce como humus, así como diversos organismos como bacterias, hongos, nemátodos y lombrices de tierra. Un suelo vegetal ideal para un jardín es un suelo mangoso, que contiene aproximadamente la misma cantidad de arena, limo y arcilla. El suelo mangoso es el suelo más indicado para el cultivo, pues las partículas del suelo son lo suficientemente pequeñas como para permitir el crecimiento de las raíces entre ellas y, además, el suelo posee bastante superficie como para enlazar la cantidad suficiente de agua y minerales para sustentar el crecimiento vegetal. Las raíces pueden penetrar en la arena con facilidad, pero las partículas son grandes y la superficie total de suelo arenoso es limitada para sustentar la mayor parte del crecimiento vegetal. El segundo horizonte, u horizonte B, contiene partículas de arena y rocas más grandes y menos desgastadas, así como menor cantidad de materia orgánica. El horizonte más profundo, u horizonte C, es bastante rocoso, pero aporta materias primas para crear el suelo de los horizontes superiores. El agua subterránea, en forma de depósitos subterráneos denominados **acuíferos**, se localiza en varios lugares del horizonte C, o por debajo de él. Los pozos explotan los acuíferos de aguas subterráneas, rellenados por el agua de la lluvia, que se filtra a través de los horizontes del suelo. Por debajo del horizonte C hay rocas, que constituyen la corteza terrestre o lecho rocoso, que puede extenderse hasta 40 kilómetros.



**Figura 10.10.** Horizontes del suelo.

Este perfil simplificado del suelo muestra los horizontes A, B y C. Generalmente, cuanto mayor es la profundidad, más rocoso es el suelo.

## Un vegetal necesita 17 elementos esenciales, la mayoría de los cuales se obtiene del suelo

A mediados del siglo XIX, los científicos se dieron cuenta de que los vegetales dependían del suelo para el suministro de agua y minerales. Esta conclusión se asentaba en algunos experimentos en los que se suministró a los vegetales soluciones de agua y minerales en laboratorio, así como en la invención de los cultivos **hidropónicos** (del griego *hydor*, «agua», y *ponos*, «labor o trabajo») o cultivos sin suelo. En un cultivo hidropónico, los nutrientes minerales que normalmente aporta el suelo se mezclan en una solución líquida, que se utiliza para regar la raíz de la planta. La primera receta hidropónica, que contenía $KNO_3$, $Ca(NO_3)_2$, $KH_2PO_4$, $MgSO_4$ y $FeSO_4$, sustentó el crecimiento de numerosas clases de vegetales en cultivos líqui-

dos o arenosos. Parecía que ya se había alcanzado un total conocimiento de la nutrición mineral vegetal (*véase* el cuadro *Las plantas y las personas* en esta misma página). No obstante, en el siglo XX, las plantas dejaron de crecer adecuadamente con esta receta mineral. ¿Acaso habían cambiado las leyes de la nutrición vegetal? Según parece, las industrias químicas habían comenzado a fabricar productos químicos de mayor pureza, desechando muchas impurezas que evidentemente eran básicas para el crecimiento vegetal.

## LAS PLANTAS Y LAS PERSONAS

### Justus von Liebig, padre de la agricultura moderna

A principios del siglo XIX, la mayoría de científicos especializados en Agricultura creían en algunas variaciones de la teoría del humus, la cual sostenía que los principales componentes de las plantas consistían en el suelo y el agua que éstos absorbían por la raíz. Después de todo, el ser humano sabe desde hace miles de años que los cultivos crecen mucho mejor en un suelo fertilizado con materia orgánica, como el estiércol, que en un suelo no fertilizado. Sin embargo, la contribución del aire al crecimiento vegetal no había sido del todo reconocida.

Con todo, en 1840, el químico alemán Justus von Liebig desmanteló la teoría del humus. Aportó pruebas consistentes de que la mayoría o todo el carbono presente en los vegetales procede del $CO_2$ atmosférico, mientras que los minerales y el agua necesarios provienen del suelo. Desarrolló la Ley del Mínimo, que recoge que el crecimiento vegetal está limitado por el nutriente presente en menor cantidad. Liebig denominó «mínimo» a este factor limitante. Durante casi 150 años, la Ley del Mínimo de Liebig ha sido corroborada por la experimentación y ha sido la base de los estudios del suelo y de la aplicación de fertilizantes. Liebig inventó el primer fertilizante artificial, una combinación de elementos químicos que se sabía que estimulaban el crecimiento vegetal. Desgraciadamente, varios ingredientes formaron una sustancia parecida al hormigón, y su operación de introducción en el mercado fracasó. En 1843, dos científicos británicos, J. B. Lawes y J. H. Gilbert, desarrollaron los primeros fertilizantes artificiales de éxito comercial. En 1862, el científico alemán W. Knop publicó la lista de las cinco sustancias químicas que daban luz verde a los cultivos hidropónicos o sin suelo. La contribución nutricional del suelo a los vegetales se ha definido en términos químicos.

A través de su legado y de los estudiantes que formó, Justus von Liebig desempeñó un papel indirecto, pero trascendental, en la mejora de la productividad de la agricultura estadounidense. Cuando en 1860 Abraham Lincoln creó el Departamento de Agricultura, designó a uno de los estudiantes de Liebig como primer científico de dicho Departamento. La aprobación de la «Ley de *Excepción al Embargo*» (*Homestead Act*) de 1862 favoreció la expansión de la agricultura estadounidense al otorgar 1,29 km² de tierra libre para cultivos a todo cabeza de familia o de edad superior a 21 años. La «Ley de Cesión de Tierras para la Universidad», aprobada el mismo año, condujo al establecimiento de facultades de Agricultura en cada Estado. Mientras tanto, Liebig y sus estudiantes fomentaron el establecimiento de estaciones experimentales de Agricultura en Europa y en Estados Unidos.



Justus von Liebig.



Las plantas contienen 60 elementos químicos o más, pero se cree que sólo 17 de ellos son realmente esenciales. Se clasifican como macronutrientes o micronutrientes (Tabla 10.1). Los **macronutrientes** se utilizan en grandes cantidades para producir el cuerpo del vegetal y para llevar a cabo los procesos fisiológicos primordiales. El aire aporta oxígeno y carbono, mientras que el resto de macronutrientes proceden del suelo. Los **micronutrientes** suelen ser cofactores necesarios para las enzimas y, por tanto, la planta los recicla. Las plantas exhiben síntomas característicos de deficiencia cuando no reciben el suministro adecuado de uno o más nutrientes esenciales. Los vegetales pueden precisar algunos minerales en concentraciones tan bajas que basta el polvo para aportarles las cantidades adecuadas y, en este caso, sería muy difícil señalar una deficiencia. Los vegetales con una nutrición mineral inadecuada transmiten estas carencias a los animales que los consumen. Los humanos y otros animales necesitan algunos minerales (selenio, cromo y flúor) que suelen encontrarse en las plantas, pero que éstos no precisan.

Cuando los suelos de una región carecen de la cantidad suficiente de un micronutriente, las plantas y los animales pueden desarrollar los síntomas de tal deficiencia. La

**Tabla 10.1. Nutrientes esenciales para la mayoría de las plantas vasculares**

| Elemento | Símbolo químico | Forma disponible para los vegetales | Importancia en las plantas |
|---|---|---|---|
| **Macronutrientes** | | | |
| Carbono | C | $CO_2$ | Elemento principal de compuestos orgánicos |
| Oxígeno | O | $CO_2$ | Elemento principal de compuestos orgánicos |
| Hidrógeno | H | $H_2O$ | Elemento principal de compuestos orgánicos |
| Nitrógeno | N | $NO_3^-$, $NH_4^+$ | Elemento de nucleótidos, ácidos nucleicos, aminoácidos, proteínas, coenzimas y hormonas |
| Azufre | S | $SO_4^{2-}$ | Elemento de proteínas, coenzimas y aminoácidos |
| Fósforo | P | $H_2PO_4^-$, $HPO_4^{2-}$ | Elemento del ATP y ADP, algunas coenzimas, ácidos nucleicos y fosfolípidos |
| Potasio | K | $K^+$ | Cofactor en la ósmosis y equilibrio iónico, acción de los estomas y síntesis proteínica |
| Calcio | Ca | $Ca^{2+}$ | Esencial para la estabilidad de las paredes celulares, mantenimiento de la estructura y permeabilidad de las membranas; actúa como cofactor enzimático y regula algunas respuestas a estímulos |
| Magnesio | Mg | $Mg^{2+}$ | Activador enzimático y componente de la clorofila |
| **Micronutrientes** | | | |
| Cloro | Cl | $Cl^-$ | Esencial en la ruptura del agua de la fotosíntesis, que produce oxígeno; actúa en la ósmosis y el equilibrio iónico |
| Hierro | Fe | $Fe^{3+}$, $Fe^{2+}$ | Activador de algunas enzimas, forma parte de los citocromos y la nitrogenasa, necesario para la síntesis de clorofila |
| Boro | B | $H_2BO_3^-$ | Necesario para la síntesis de clorofila, puede que participe en la síntesis de ácidos nucleicos, transporte de carbohidratos e integridad de la membrana |
| Manganeso | Mn | $Mn^{2+}$ | Activador de algunas enzimas, activo en la formación de aminoácidos, necesario en la ruptura del agua de la fotosíntesis, implicado en la integridad de las membranas de los cloroplastos |
| Zinc | Zn | $Zn^{2+}$ | Activador de algunas enzimas, implicado en la formación de la clorofila |
| Cobre | Cu | $Cu^{2+}$, $Cu^+$ | Activador de algunas enzimas, implicado en las reacciones de oxidación/reducción, componente de las enzimas biosintéticas de la lignina |
| Molibdeno | Mo | $MoO_4^{2-}$ | Participa en la fijación de nitrógeno y en la reducción de nitratos |
| Níquel | Ni | $Ni^{2+}$ | Cofactor para una enzima que actúa en el metabolismo del nitrógeno |

Organización de las Naciones Unidas estima que la malnutrición de micronutrientes afecta a más del 40% de la población mundial. Por ejemplo, el suelo de algunas regiones de China suele carecer de suficiente selenio. Las anomalías cardíacas y óseas son síntomas propios de esta deficiencia en el ser humano. Un estudio del suelo reveló que en las regiones de menor nivel de selenio, el número de personas que fallecían de cáncer era tres veces superior al de las regiones con un nivel alto de selenio. Algunos estudios en personas a las que se administraron suplementos de selenio demostraron una disminución significativa en la incidencia de numerosos tipos de cáncer.

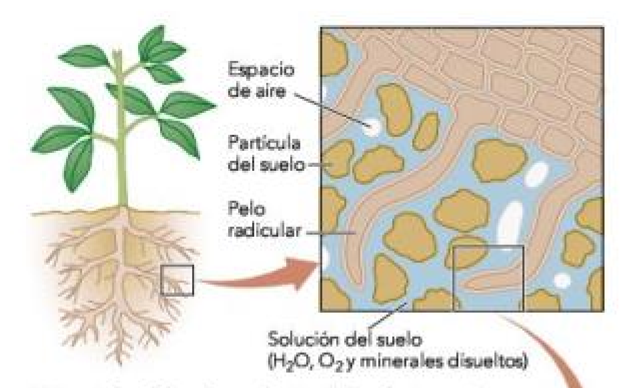
La agricultura retira los nutrientes del suelo y reduce su fertilidad. El agotamiento de nutrientes es un problema típico de los lugares donde se ha practicado la agricultura durante miles de años. Un estudio del suelo puede determinar su fertilidad con respecto a determinados nutrientes. La aplicación del fertilizante adecuado puede remediar problemas específicos.

## Las partículas del suelo enlazan agua e iones minerales

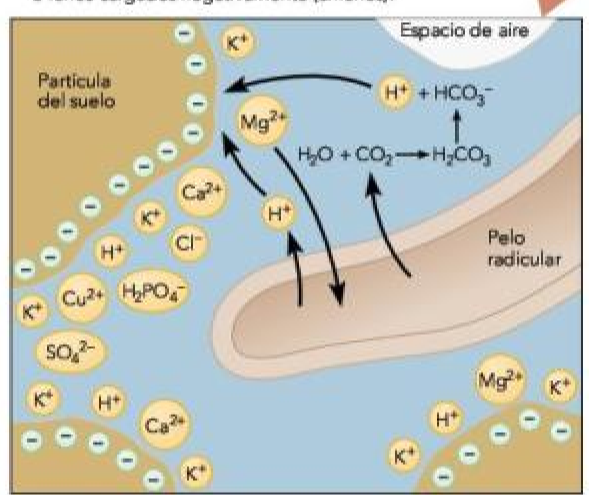
Cerca de un 93% de la corteza terrestre se compone de **silicatos** ($SiO_4^{-4}$). Por tanto, las partículas del suelo presentan carga negativa en sus capas externas. Las moléculas de agua, al ser polares, poseen un extremo de carga positiva y otro de carga negativa, de modo que se forman anillos de agua alrededor de cada partícula del suelo. En el agua, algunos minerales se disuelven como cationes (iones cargados positivamente), y otros como aniones (iones cargados negativamente). El primer anillo de agua que rodea una partícula del suelo contiene cationes, el siguiente contiene aniones, y así sucesivamente. Algunos cationes se disuelven en el agua, mientras que otros se enlazan directamente con partículas del suelo.

La **solución del suelo** —agua, iones minerales y $CO_2$ disuelto— comprende cerca del 50% del volumen del suelo y es la fuente de dichos nutrientes para los vegetales (Figura 10.11a). El suelo enlaza las moléculas de agua con una fuerza denominada **potencial matricial**, que es un número negativo. Para comprender mejor estos conceptos, pensemos en el suelo como una matriz de partículas de diversos tamaños, que el agua y el aire separan. Para que un pelo radicular absorba agua, su potencial hídrico debe ser más negativo que el potencial matricial del suelo.

Los iones se enlazan con las partículas del suelo siguiendo un orden de preferencia, según la fuerza relativa de sus cargas positivas o negativas. Por ejemplo, los cationes se enlazan con las partículas del suelo de acuerdo con tres reglas: primero se enlazan los cationes de mayor carga positiva, los iones más pequeños se enlazan antes que los más grandes y los iones de mayor concentración se en-




**(a) Partículas del suelo y solución del suelo.** Los pelos radiculares no pueden absorber los minerales directamente de las partículas del suelo. En cambio, absorben la solución del suelo, que contiene agua, oxígeno disuelto y minerales disueltos, que aparecen tanto como iones cargados positivamente (cationes) o iones cargados negativamente (aniones).




**(b) Intercambio de cationes.** Puesto que los cationes poseen carga positiva, se enlazan fuertemente con las partículas del suelo, de carga negativa, aunque pueden ser desplazados por los iones H+ en un proceso conocido como intercambio de cationes. Cuando son desplazados, los cationes pasan a estar disponibles para la absorción. El diagrama muestra un ión magnesio (mg2+) desplazado por dos iones H+. Los pelos radiculares proveen los iones H+ de forma directa al segregarlos, y de forma indirecta al producir CO2, originando una reacción química que genera H+. Los iones de carga negativa no suelen enlazarse tan fuertemente con las partículas del suelo, luego son absorbidos más fácilmente, pero también son retirados del suelo con mayor facilidad.

**Figura 10.11.** Absorción de minerales a través de los pelos radicales.

lazan antes que los de menor concentración. Por ejemplo, a tenor de las primeras dos reglas, $Ca^{2+}$ se enlaza antes que $Na^+$, pero, conforme a la tercera regla, $Na^+$ se enlaza antes que $Ca^{2+}$ si existe una mayor concentración del primero que del segundo.

Estas reglas cobran mayor importancia para los vegetales en presencia de iones tóxicos en la solución del suelo. Por ejemplo, en las regiones de suelos salados, la concentración de iones sodio ($Na^+$) es elevada, y $Na^+$ desplaza los iones que el vegetal necesita de las partículas del suelo. Los iones sodio permanecen en el suelo, mientras que los iones útiles terminan en las aguas subterráneas, donde son de muy difícil acceso para los vegetales. Por este motivo, un suelo salado es un suelo pobre en nutrientes. Las grandes regiones del suroeste de Estados Unidos, que hace millones de años fueron un océano, padecen este problema.

El orden en que los iones se enlazan con las partículas del suelo también es un factor relevante en los suelos ácidos, típicos de regiones con abundantes precipitaciones. En la lluvia, el $CO_2$ se disuelve en el agua para producir iones $H^+$ de acuerdo con la siguiente reacción: $CO_2 + H_2O \rightarrow H_2CO_3$ (ácido carbónico) $\rightarrow H^+ + HCO_3^-$ (bicarbonato). El hidrógeno se enlaza fuertemente con las partículas del suelo, desplazando otros cationes, incluidos aquellos que son importantes para las plantas. Asimismo, un suelo ácido aporta iones aluminio previamente insolubles y altamente tóxicos a la solución del suelo. Por consiguiente, un suelo ácido es pobre en nutrientes y suele contener aluminio tóxico.

El desplazamiento de los cationes minerales por parte de los iones $H^+$ desempeña una función dentro de la normal absorción mineral de la raíz (Figura 10.11b). Tanto las moléculas de agua, como los iones minerales se enlazan directamente con las partículas del suelo. Puesto que en la primera capa de enlace, inmediatamente próxima a las partículas del suelo, no hay aniones, éstos son más fáciles de retirar del suelo y las plantas los «pierden», pues acaban en las aguas subterráneas según un proceso que se conoce como *lixiviación*. A medida que la raíz penetra en el suelo, libera el $CO_2$ producido en la respiración, que se combina con agua para convertirse en bicarbonato e iones $H^+$. La raíz también puede segregar iones $H^+$ de manera directa. El $CO_2$ se disuelve para producir iones $H^+$, que reemplazan los cationes minerales enlazados al suelo en un proceso denominado **intercambio de cationes**. De este modo, los minerales se liberan del suelo y pasan a estar disponibles para la solución del suelo, que la raíz absorbe.

## Las bacterias del suelo hacen que el nitrógeno esté a disposición del vegetal

En el Capítulo 4, aprendimos qué eran las micorrizas, asociaciones mutualistas de raíces de plantas y hongos del suelo que incrementan la absorción de minerales del mismo por parte del vegetal. Algunas plantas también establecen asociaciones con bacterias. Las plantas necesitan nitrógeno, pero no pueden absorber el gas nitrógeno ($N_2$) del aire. Han de absorberlo de los compuestos nitrogenados del suelo, fundamentalmente en forma de nitrato ($NO_3^-$), pero también en forma de amonio ($NH_4^+$). Algunas bacterias del suelo llevan a cabo la **fijación del nitrógeno**, la conversión del gas nitrógeno en nitrato o amonio (Figura 10.12). En algunos suelos, las bacterias nitrificantes convierten el amonio en nitrito ($NO_2^-$), y luego en nitrato. Además de las bacterias fijadoras de nitrógeno, existen bacterias amonificantes que liberan amonio al romper la materia orgánica denominada *humus*, y bacterias desnitrificantes que convierten el nitrato de nuevo en $N_2$.

Las bacterias fijadoras de nitrógeno convierten primero el gas nitrógeno en amoníaco ($NH_3$), mediante la acción de la enzima nitrogenasa. A continuación, el amoníaco toma un ión $H^+$ de la solución del suelo para convertirse en amonio ($NH_4^+$). Algunas bacterias fijadoras de nitrógeno viven libres, pero forman asociaciones mutualistas con determinadas plantas, particularmente con leguminosas como la alfalfa, los guisantes, las judías y los tréboles. Algunas especies no leguminosas, como el aliso, y un género de helechos acuáticos (*Azolla*) establecen asociaciones similares. Las plantas que establecen asociaciones con bacterias fijadoras de nitrógeno toman menor cantidad de nitrógeno del suelo que otras plantas y, más bien, le aportan nitrógeno. En consecuencia, los agricultores suelen rotar cultivos de legumbres con otros cultivos para enriquecer el suelo. En un solo período vegetativo, un cultivo de legumbres puede aportar 300 kg de fertilizante por hectárea. Las bacterias asociadas con una planta leguminosa generan entre 1 gramo y 3 gramos de nitrógeno fijado. A continuación, la tierra del cultivo vuelve a ararse para liberar el nitrógeno adicional de la descomposición natural. Los helechos *Azolla* que flotan en los arrozales aportan nitrógeno al arroz, después de morir como resultado de la sombra de las plantas de arroz y de la ausencia de agua en el arrozal.

La fijación de nitrógeno por parte de las bacterias es un proceso complejo. En las leguminosas, las bacterias del género *Rhizobium* se introducen en la raíz a través de un pelo radical modificado que se denomina *canal de infección*. En respuesta al canal de infección, la planta produce un flavo-

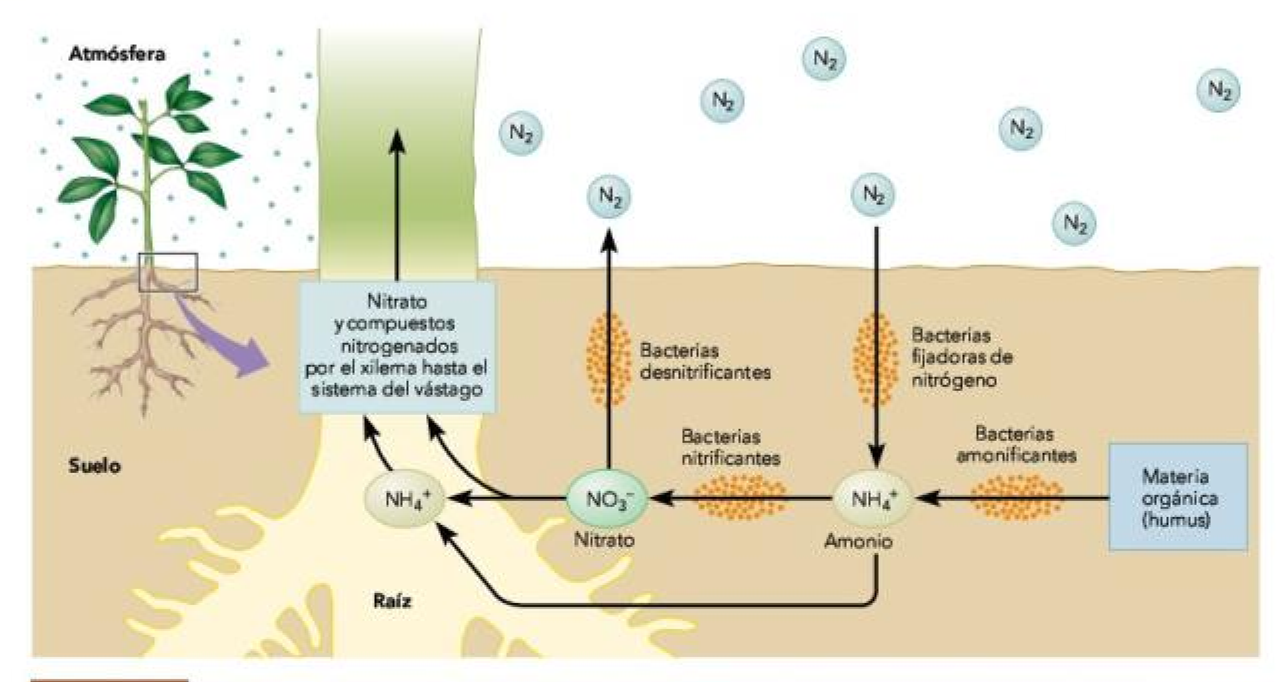



**Figura 10.12.** **Las bacterias del suelo regulan el nivel de nitrógeno disponible en el suelo para las plantas.** Las plantas pueden absorber nitrato o amonio del suelo. La mayor parte del nitrógeno del suelo aparece en forma de nitrato, debido a la presencia de bacterias nitrificantes, que convierten en nitrato el amonio de la materia orgánica en descomposición y de las bacterias fijadoras de nitrógeno.

noide (*véase* el Capítulo 7) que activa una serie de señales químicas, dando como resultado la formación de **nódulos radicales**, que serán el hogar de las bacterias (Figura 10.13). Una vez dentro de los nódulos, las bacterias adoptan una forma alargada y se conocen como *bacteroides*, que habitan en las vesículas del interior de las células radicales.

El nitrógeno también puede fijarse industrialmente, pero el proceso requiere energía intensiva y es muy costoso. En cualquier caso, los agricultores suelen utilizar fertilizantes comerciales de nitrógeno, ya que se elimina la necesidad de la rotación de cultivos con las legumbres, y son de fácil aplicación junto con otros fertilizantes. En los países en desarrollo, donde los fertilizantes artificiales alcanzan precios prohibitivos, los agricultores cultivan en ocasiones legumbres lindando con otros cultivos no fijadores de nitrógeno. Una vez que se recolecta dicho cultivo, el cultivo de legumbres se ara para proveer más nitrógeno durante el proceso de descomposición. En el caso de leguminosas como los guisantes y las judías, puede recogerse una cosecha antes de retornar el resto de la planta al suelo.

Como los fertilizantes comerciales de nitrógeno son caros, los científicos llevan tiempo soñando con la idea de formar asociaciones de bacterias fijadoras de nitrógeno con todas las plantas de cultivo. Aunque una enzima primaria, la nitrogenasa, es la que lleva a cabo la fijación, el proceso de colonización bacteriana conlleva la actuación de varios genes y un complejo sistema de señales entre la planta-huésped y las bacterias. Cada especie de leguminosas se asocia con una especie bacteriana específica, y las moléculas señalizadoras varían con cada asociación. La transferencia del proceso de fijación de nitrógeno a un nuevo vegetal implicaría introducir un número de genes, además de un mejor conocimiento general del funcionamiento de la asociación.

## Repaso de la sección

1. **Describe los tres horizontes del suelo.**
2. **Describe la interacción que se produce entre suelo, agua e iones minerales.**
3. **¿Qué diferencia existe entre macronutrientes y micronutrientes?**
4. **¿Cómo aportan las bacterias el nitrógeno a las plantas?**




Canal de infección

Pelo radicular infectado

Bacterias *Rhizobium*

Xilema

Floema

Bacteroides

Células divisibles en el córtex radicular

Células divisibles en el periciclo

Bacteroides

Bacteroides

Tejido vascular del nódulo

**1** Las bacterias *Rhizobium* se introducen en el pelo radicular tras estimular la formación de un canal de infección.

**2** Las bacterias penetran en el córtex radicular, adoptando la forma de bacteroides. Las células del córtex y del periciclo comienzan a dividirse cerca de los bacteroides.

**3** Los bacteroides y las células divisibles del córtex y del periciclo forman un nódulo radical.

**4** Se forma el tejido vascular del nódulo, transportando nutrientes atrás y adelante entre el nódulo en crecimiento y el xilema y floema.

**Figura 10.13.** Formación de nódulos radicales.

# RESUMEN

## Movimiento molecular a través de las membranas

**La difusión es el movimiento molecular espontáneo a favor del gradiente de concentración (pág. 243)**

Las moléculas de soluto se mueven espontáneamente desde una región de mayor a una de menor concentración de solutos.

**La difusión facilitada y el transporte activo utilizan proteínas que cooperan en el movimiento a través de las membranas (págs. 243-244)**

En la difusión facilitada, las proteínas enlazan solutos y los transportan a través de las membranas desde una región de mayor a una de menor concentración de solutos. En el transporte activo, los solutos se mueven en contra del gradiente de concentración con la ayuda de la energía suministrada por la célula.

**La exocitosis y la endocitosis sirven para transportar moléculas de gran tamaño (págs. 244-245)**

Las moléculas abandonan la célula mediante exocitosis y penetran en ella mediante endocitosis. En la exocitosis, las moléculas se engloban en vesículas rodeadas de membranas, que se fusionan con la membrana plasmática. En la endocitosis, la membrana plasmática forma bolsas alrededor de las moléculas, que se convierten en vesículas.

**La ósmosis es el movimiento de agua a través de una membrana selectivamente permeable (pág. 245)**

En la ósmosis, el agua se mueve desde una región de menor concentración de solutos (mayor concentración de agua) a una de mayor concentración de solutos (menor concentración de agua). La ósmosis puede tener lugar en presencia o en ausencia de proteínas transportadoras, denominadas *acuaporinas*.

**En el crecimiento celular, el potencial osmótico del interior de la célula interactúa con la presión generada por la pared celular (págs. 245-248)**

Las células crecen cuando su potencial hídrico es negativo. El potencial hídrico es la suma del potencial osmótico y el potencial de presión. El potencial osmótico lo genera la concentración de solutos en la célula. El potencial de presión lo genera la resistencia de la pared celular a la expansión del protoplasto.

## Movimiento y absorción de agua y solutos en las plantas

**La evaporación del agua en las hojas hace subir el agua desde la raíz a través del xilema (págs. 248-252)**
La transpiración a través de los estomas crea tensión en las columnas de agua del xilema. La cohesión entre las moléculas de agua y su adhesión a las paredes celulares ayudan a sujetar el agua en las traqueidas y elementos de los vasos. La apertura y el cierre de los estomas, en respuesta a la luz, $CO_2$ y ácido abscísico, regulan la transpiración.

**Los estomas controlan el intercambio de gases y la pérdida de agua de las plantas (págs. 252-254)**
Un 90% de la pérdida de agua de una planta se produce a través de los estomas, que se abren en respuesta a una menor concentración de $CO_2$ o a la luz azul, y se cierran debido a un incremento del ácido abscísico.

**Los azúcares y otras moléculas orgánicas se mueven desde las hojas hasta la raíz a través del floema (págs. 254-255)**
Conforme a la hipótesis presión-flujo, la presión osmótica originada por la producción de azúcares en la fotosíntesis empuja una solución de azúcar desde la fuente en las hojas hasta los sumideros en el tallo, raíz y frutos.

## Suelo y minerales, nutrición de las plantas

**El suelo está formado por partículas de rocas superficiales rodeadas de cargas negativas, que promueven los enlaces entre agua y minerales (págs. 256-257)**
El suelo se divide en capas denominadas *horizontes* y consiste en una mezcla de arena, limo y arcilla, mezclados con materia orgánica.

**Una planta necesita 17 elementos esenciales, la mayoría de los cuales se obtiene del suelo (págs. 257-260)**
Las plantas necesitan nueve macronutrientes y, al menos, ocho micronutrientes. Las deficiencias minerales en los suelos se transmiten a los organismos fotosintéticos mediante la cadena alimenticia.

**Las partículas del suelo enlazan agua e iones minerales (págs. 260-261)**
La solución del suelo consiste en agua y minerales disueltos, enlazados con partículas del suelo de carga negativa mediante un potencial matricial. Los cationes se enlazan con las partículas del suelo, dependiendo de las cargas relativas y de las concentraciones.

**Las bacterias del suelo hacen que el nitrógeno esté a disposición de la planta (págs. 261-263)**
Las plantas absorben el ión nitrógeno del nitrato o del amonio del suelo. Todo el nitrógeno del suelo se obtiene a partir de las bacterias fijadoras de nitrógeno, que convierten el amonio ($NH_4^+$) en nitrato ($NO_3^-$).

## Cuestiones de repaso

1. ¿En qué se diferencia el transporte simplástico del apoplástico?
2. Explica la diferencia entre difusión, difusión facilitada y transporte activo.
3. Menciona algunos de los procesos celulares de las plantas que recurren a la exocitosis.
4. Si una membrana selectivamente permeable separa una solución y agua dulce, ¿en qué dirección fluirá el agua? ¿Por qué?
5. ¿Por qué una célula vegetal es como un globo de agua en el interior de una caja de cartón?
6. ¿Cómo afecta el potencial hídrico al flujo de agua en una planta?
7. Describe la plasmólisis y cómo se produce.
8. ¿Qué relación existe entre la transpiración y el transporte?
9. ¿Por qué las propiedades del agua facilitan el transporte en las plantas?
10. ¿Por qué se coloca una bomba en la base de un pozo de agua?
11. Explica cómo funcionan los estomas y por qué son importantes.
12. ¿Por qué las precipitaciones ocasionan suelos ácidos?
13. Cita tres ejemplos de macronutrientes y tres ejemplos de micronutrientes. Explica la importancia de cada uno de ellos.
14. Describe la conversión del gas nitrógeno en nitrato por parte de las bacterias.
15. ¿Por qué la agricultura da lugar a suelos pobres en nutrientes?

## Cuestiones para reflexionar y debatir

1. Durante los períodos de sequía, los árboles que bordean las acequias de irrigación tienen que ser en ocasiones talados para ahorrar agua. ¿Te parece una idea lógica? Razona tu respuesta.
2. A medida que la humedad relativa alcanza el 100%, la transpiración disminuye. ¿Da lugar esto a plantas pobres en nutrientes? Justifica tu respuesta.
3. Describe algunas formas creativas para mantener la fertilidad del suelo en las tierras de cultivo.
4. Algunos científicos opinan que la presencia de paredes celulares en las plantas indica que éstas evolucionaron en agua dulce en lugar de a partir de algas oceánicas. ¿Por qué las paredes celulares son útiles para las células vegetales rodeadas de agua dulce?
5. ¿Por qué las células que llevan a cabo la fotosíntesis absorben agua?
6. Realiza un diagrama de la ruta que toma una sola molécula de agua que, de manera fortuita, es transportada desde el suelo hasta una hoja de un árbol de gran altura y luego regresa desde la hoja a la raíz del mismo vegetal. En tu diagrama, incluye las células y tejidos clave a través de los que se produce este movimiento.

## Conexión evolutiva

Como hemos leído en este capítulo, los agrónomos esperan poder transferir algún día la capacidad de fijar el nitrógeno atmosférico de ciertos microorganismos a las plantas de cultivo. ¿Por qué crees que esta capacidad nunca ha evolucionado de manera natural en las plantas?

## Para saber más

Brady, Nyle y Ray Weil. *The Nature and Properties of Soils*. Upper Saddle River, NJ: Prentice Hall, 2001. Este libro estudia las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo.

Gleick, Peter H. *The World's Water 2002-2003: The Biennial Report on Freshwater Resources*. Washington D. C.: Island Press, 2002. Una interesante visión general de todos los aspectos de la disponibilidad, conflictos derivados y saneamiento del agua.

Postel, Sandra. *Pillar of Sand: Can the Irrigation Miracle Last?* New York: W. W. Norton, 2001. La autora discute el papel de la irrigación en la historia humana, el estatus actual de los recursos insuficientes y cómo podría mejorarse el futuro de la agricultura por irrigación.

Taiz, Lincoln, y E. Zeiger. *Plant Physiology*. Sunderland, MA: Sinauer Associates, 2002. Este excelente texto explora todas las áreas de la Fisiología Vegetal, incluidas la nutrición mineral y las relaciones hídricas de las células, así como de los vegetales en su totalidad.



# Respuestas de las plantas a las hormonas y a los estímulos medioambientales

Una celidonia menor (*Ranunculus ficaria*) sigue la trayectoria del Sol.

## Efectos de las hormonas

Las auxinas desempeñan un papel esencial en el crecimiento celular y en la formación de tejido nuevo

Las citoquininas controlan la división y la diferenciación celulares, así como el retraso del envejecimiento

Las giberelinas interactúan con las auxinas para regular el crecimiento celular y estimular la germinación de las semillas

El ácido abscísico provoca la dormancia de las semillas y regula las respuestas del vegetal a las sequías

El etileno permite a la planta responder a la tensión mecánica, además de controlar la maduración de los frutos y la abscisión de las hojas

Los brasinoesteroides son un grupo recién descubierto de hormonas vegetales, que actúan como la auxina

Existen otros compuestos que también pueden actuar como fitohormonas

## Respuestas de las plantas a la luz

La absorción de luz azul determina el crecimiento del tallo hacia la luz y la apertura de los estomas

La absorción de luz roja y de luz roja lejana indican cuándo tendrán lugar la germinación de las semillas, el crecimiento del tallo y de la raíz, y la floración

La fotoperiodicidad regula la floración y otras respuestas estacionales

Las plantas responden a ciclos diurnos y nocturnos repetidos

## Respuestas de las plantas a otros estímulos medioambientales

La raíz y el vástago responden a la gravedad

Las plantas responden a estímulos mecánicos, como el tacto o el viento

Las plantas se preparan para afrontar condiciones medioambientales que les impiden llevar a cabo un metabolismo y un crecimiento normales

Las plantas reaccionan ante tensiones medioambientales como la sequía

Las plantas disuaden a herbívoros y agentes patógenos

En el Capítulo 1, vimos cómo Charles Darwin y su hijo Francis estudiaron el modo en que las plantas se inclinaban hacia la luz, intentando descubrir el «ojo» de éstos. Claro está que las plantas no tienen ojos, pero sí crecen hacia la luz y, en algunos casos, siguen el movimiento del Sol a través del cielo. Las respuestas a los estímulos, tanto internos como externos, ayudan a las plantas a sobrevivir y prosperar en un entorno cambiante, en ocasiones incluso hostil. Pese a ser organismos carentes de sistema nervioso, literalmente enraizados a la tierra, las plantas ostentan una increíble variedad de respuestas. Mediante la transposición (translocación) de hormonas, una parte de la planta puede «comunicarse» con otra. Por ejemplo, cuando el meristemo apical del vástago se daña o se pierde, se desencadenan señales hormonales que estimulan el crecimiento de yemas axilares.

Las plantas también perciben el medio externo. Por ejemplo, algunas semillas están bioquímicamente programadas para germinar sólo cuando las condiciones de luz son similares a las propicias para la planta adulta. En otras plantas, la energía metabólica calienta las flores, lo que provoca que se derrita la nieve circundante. Otras únicamente esparcen sus semillas cuando arden, pues el fuego, al arrasar la vegetación del entorno, permite que las plantas más jóvenes reciban la luz solar que tanto necesitan.

En una planta, las respuestas se producen a lo largo de todo su ciclo vital y se originan por cambios en variables medioambientales como la temperatura, la intensidad de la luz y la duración del día. Las respuestas de las plantas varían con cada estación e incluso con la hora del día, maximizando la supervivencia tanto a corto como a largo plazo. Por ejemplo, el ágave (*Agave parryi*) crece durante unos 25 años antes de estar listo, en términos de desarrollo, para responder a los estímulos de un verano en concreto, y producir un gran conjunto de flores antes de morir.

Las respuestas suelen originarse tanto por cambios internos como por estímulos medioambientales externos. Un estímulo externo básico es la luz, que activa las respuestas de las hormonas y fotorreceptores. Un fotorreceptor está formado por una proteína de gran tamaño y un compuesto químico que absorbe la luz de una determinada longitud de onda. Las hormonas también están implicadas en las respuestas a otros estímulos medioambientales, como la gravedad o el tacto.

Como los fotorreceptores y las hormonas son productos de reacciones catalizadas por enzimas, su síntesis está sujeta a control genético y, en consecuencia, a las variaciones inducidas por mutación. Las plantas con adaptaciones de desarrollo superiores producen más descendencia, por lo que tienen más éxito a la hora de transferir sus genes a las generaciones futuras. Por lo tanto, la evolución es la responsable de que los patrones adaptativos de desarrollo se fijen en las poblaciones.

Una piña de Conífera abierta.



Los incendios forestales estimulan la apertura y dispersión de las semillas por parte de algunas piñas.

En este capítulo, estudiaremos las hormonas y los fotorreceptores, que facilitan información a la planta sobre el medio externo e interno. Ambos regulan las respuestas de las plantas durante todo el desarrollo, desde que son semillas hasta que se convierten en plántulas y, posteriormente, en plantas adultas. También regulan las respuestas de las plantas ante cambios estacionales y variaciones diarias en la luz y la temperatura.



Agaves en flor.

# Efectos de las hormonas

Las hormonas de las plantas, como ocurre con las de los animales y otros organismos, dirigen el crecimiento y desarrollo, así como las respuestas a estímulos medioambientales. Aunque las plantas carecen de un sistema nervioso o cerebro que los ayude a responder a dichos estímulos, utilizan sus hormonas de manera notoria.

El término *hormona* procede del griego *hormon*, que significa «despertar» o «estimular», porque en un principio los científicos observaron que las hormonas estimulaban las respuestas. Con todo, más tarde descubrieron que las hormonas también pueden inhibirlas. Por ejemplo, algunas hormonas suprimen el crecimiento de las yemas axilares, mientras que otras lo promueven. El efecto de una determinada hormona puede variar, dependiendo de su concentración o del tipo y localización de las células sobre las que actúa. Asimismo, en un aspecto particular del crecimiento o desarrollo vegetal pueden estar implicadas diversas hormonas, con frecuencia en respuesta a estímulos externos, como la luz. Por ejemplo, los encargados de regular la elongación del tallo son tres hormonas y dos fotorreceptores.

Una hormona es una molécula pequeña que transporta información desde la célula donde se creó hasta determinadas células destinatarias, originando un cambio en respuesta a las necesidades internas o a los estímulos externos. Por ejemplo, algunas hormonas vegetales o fitohormonas son las encargadas de advertir que las hojas necesitan agua de la raíz o que la raíz precisa azúcar del vástago. Algunas hormonas se liberan en respuesta a cambios en elementos del medio externo, como la temperatura, duración del día, luz, viento, o a la proximidad de herbívoros y organismos causantes de enfermedades. Luego las hormonas son primordiales en el sistema de comunicación de una planta, tanto de forma interna como en sus reacciones ante el medio externo.

En la mayoría de las ocasiones, las hormonas actúan en unión con una proteína, originando así una **ruta de transducción de señales**, una serie de acontecimientos cuyo fin es estimular o inhibir una respuesta celular (Figura 11.1). Una ruta de transducción de señales consiste de interacciones entre moléculas, pues la señal se transmite de una a otra. Casi todas estas moléculas son proteínas, pero algunas son moléculas o iones hidrosolubles denominados *segundos mensajeros*, que transmiten la información del primer mensajero, ya sea una hormona o un estímulo medioambiental. La mayoría de las respuestas de desarrollo o de crecimiento que se producen en las plantas integran la acción de varias hormonas y fotorreceptores, donde cada uno actúa a través de una ruta de transducción de señales. Cada hormona o fotorreceptor puede afectar de manera diferente a un determinado acontecimiento del desarrollo, como la germinación o floración. En este apartado, estudiaremos seis tipos principales de fitohormonas: auxinas, citoquininas, giberelinas, ácido abscísico, etileno y brasinoesteroides (Tabla 11.1).

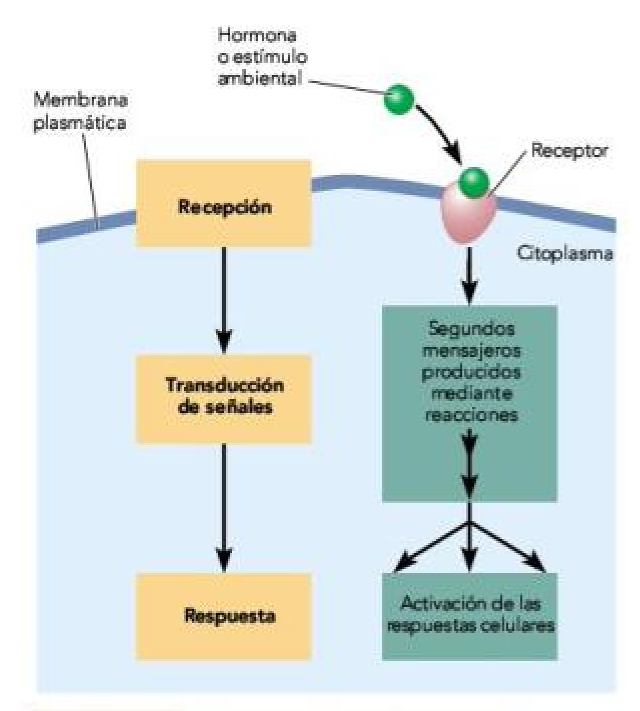



**Figura 11.1. Ruta de transducción de señales.**
Las hormonas se unen con proteínas asociadas a las membranas de las células sobre las que van a actuar. Un estímulo del medio o la unión de una hormona da origen a una serie de acontecimientos llamados *ruta de transducción de señales*, que implica la activación o desactivación de determinadas enzimas o proteínas.

## Las auxinas desempeñan un papel esencial en el crecimiento celular y en la formación de tejido nuevo

La primera hormona vegetal descubierta fue la auxina. Los experimentos realizados en 1880 por Charles Darwin y su hijo Francis fueron la base de dicho descubrimiento. Los Darwin observaron que una plántula de gramínea se curva hacia la luz sólo si la punta del coleóptilo, es decir, la vaina que cubre el vástago de dicha plántula, está presente. Si

**Tabla 11.1. Hormonas vegetales**

| Hormona | | Lugar de síntesis en las plantas | Funciones principales |
|---|---|---|---|
| Auxinas (Ejemplo: AIA) | $CH_2COOH$ | Embriones, meristemos, yemas, hojas jóvenes | Estimula el crecimiento del tallo y de la raíz; promueve la diferenciación celular en el cultivo de tejidos y en el procámbium; regula el desarrollo del fruto; dominancia apical; genera fototropismo y gravitropismo |
| Citoquininas (Ejemplo: zeatina) | $CH_2OH$, $CH_3$ | Raíces, semillas, frutos, hojas | Promueve el crecimiento y diferenciación radicales; promueve la división y crecimiento celulares en el cultivo de tejidos; estimula la germinación; retrasa el envejecimiento |
| Giberelinas (Ejemplo: $GA_3$) | OH, $CH_2$, C=O, HO, $CH_3$, COOH | Meristemos, hojas jóvenes, embriones | Promueve la germinación de las semillas y el crecimiento de las yemas; impulsa la elongación del tallo y el crecimiento foliar; estimula la floración y el desarrollo de los frutos |
| Ácido abscísico (ABA) | $H_3C$, $CH_3$, $CH_3$, OH, $CH_3$, COOH | Hojas, tallos, raíces, frutos | Inhibe el crecimiento; cierra los estomas ante una escasez de agua; promueve la dormancia |
| Etileno | C=C | Frutos en proceso de maduración, hojas y flores en proceso de envejecimiento | Promueve la maduración de algunos frutos y el ensanchamiento de tallos y raíces |
| Brasinoesteroides (Ejemplo: brassinólida) | $C_7H_{13}(OH)_2$, HO, HO | Semillas, frutos, vástagos, hojas y yemas florales | Efectos similares a los de las auxinas; inhibe el crecimiento radical; retrasa la abscisión de las hojas; promueve la diferenciación xilemática |

retiramos la punta o la cubrimos con una funda opaca, no se produce curvatura (Figura 11.2a). Los Darwin concluyeron que la punta del coleóptilo recibe la luz y envía una señal descendente a través del coleóptilo a la región que se alarga y curva. En 1913, el botánico danés Peter Boysen-Jensen descubrió que dicha señal es móvil y puede atravesar agar permeable, pero no mica impermeable (Figura 11.2b). En 1926, un holandés recién licenciado, de nombre Fritz Went, retiró puntas de coleóptilos, las puso en bloques de agar y descubrió que en el agar se acumulaba una sustancia que inducía el crecimiento cuando dichos bloques se situaban en coleóptilos con las puntas retiradas (Figura 11.2c). Went llamó a esta sustancia *auxina* (del griego *auxein*, «aumentar»). Pero Went fue más allá. Observó que si colocaba el bloque en la mitad de la superficie cortada de la punta, el coleóptilo sólo crecería en ese lado. Más tarde, en 1931, se determinó que la forma estructural de la auxina era la del ácido indolacético (AIA).

Existen algunas auxinas sintéticas y varias auxinas naturales, pero la forma natural más común de la auxina en los vegetales es el ácido indolacético, que es la auxina a la que nos referiremos a lo largo de este capítulo. Esta auxina, un aminoácido modificado derivado del triptófano, se produce fundamentalmente en el meristemo apical del



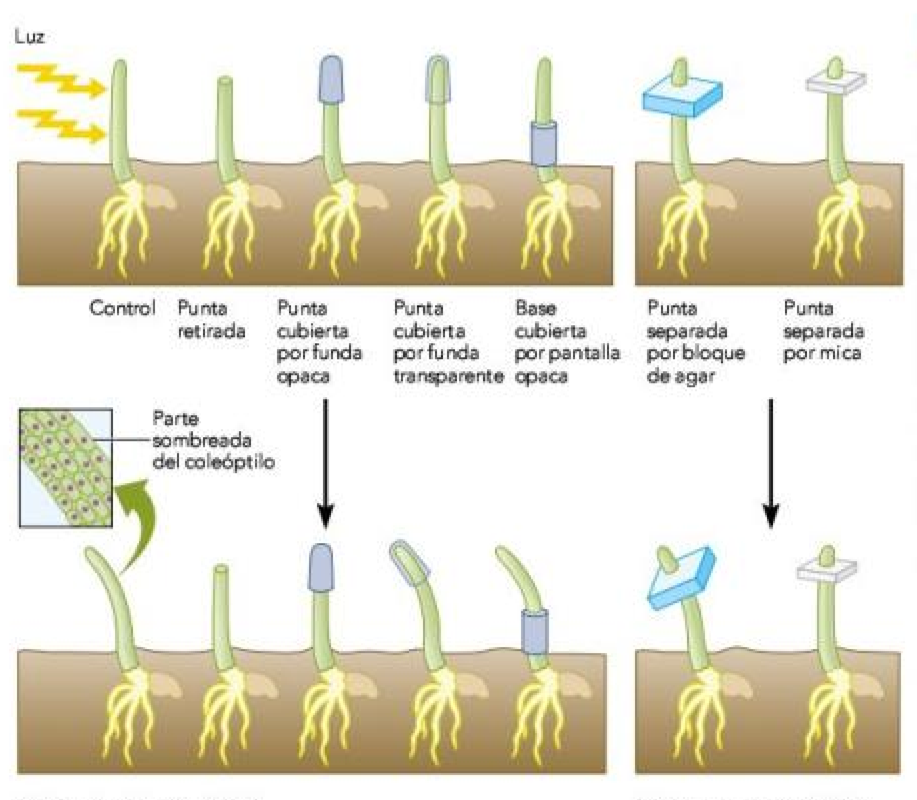
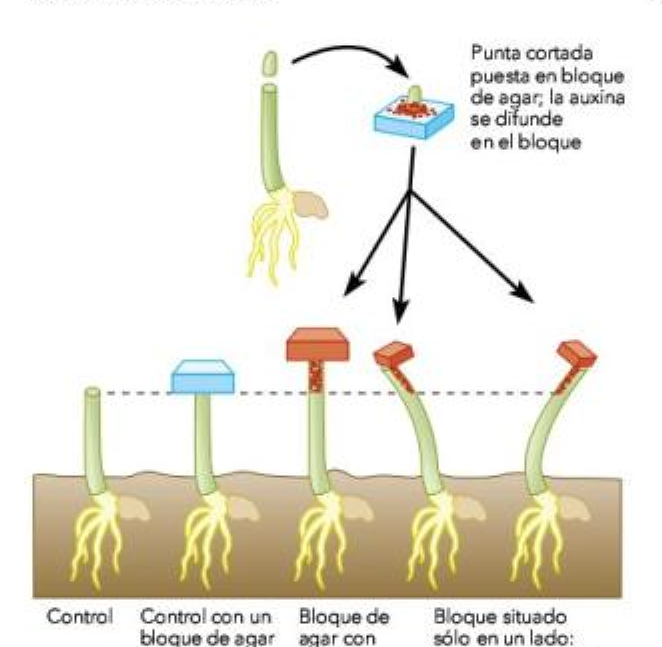



**Figura 11.2. Experimentos con auxina.**

(a) Charles Darwin y su hijo Francis demostraron que sólo la punta del coleóptilo percibe la luz. Como se aprecia en esta vista detallada, las células del lado que permanece a la sombra se alargan. (b) Los experimentos realizados por Peter Boysen-Jensen demostraron que la punta del coleóptilo produce un estímulo que puede atravesar el agar, pero no la mica. (c) Fritz Went demostró que la punta segregaba auxina en los bloques de agar, la cual se podía aplicar a coleóptilos sin punta para estimular el crecimiento. Los bloques de agar que se aplicaban sólo a una mitad del coleóptilo estimulaban el crecimiento únicamente en ese lado.




vástago, en hojas jóvenes y en embriones. Se suele transportar a través del parénquima floemático, en lugar de a través de las células conductoras del floema o del xilema.

El efecto a corto plazo más importante de la auxina es la estimulación del crecimiento celular. La explicación propuesta para este proceso es la hipótesis del crecimiento ácido, desarrollada durante los últimos 40 años, que afirma que la auxina estimula determinadas proteínas para que bombeen iones de hidrógeno ($H^+$) hacia el interior de la pared celular. Estos iones activan las enzimas denominadas *expansinas*, que debilitan la pared celular al romper las uniones entre las microfibrillas de celulosa, por lo que la célula puede expandirse. Con respecto al transporte de agua, las expansinas reducen la resistencia de la pared celular, permitiendo que el agua fluya hacia el interior de la célula mediante ósmosis, con la consiguiente expansión de ésta. Algunos descubrimientos recientes sugieren que la auxina podría activar genes implicados en la expansión de la pared celular.

Algunos experimentos realizados con plántulas de gramíneas y otros tejidos revelan que la respuesta del crecimiento varía con la concentración de auxina. El crecimien-

to aumenta hasta que la concentración de auxina alcanza un pico, y a continuación disminuye, en tanto el alto nivel de auxina promueve la síntesis de etileno. La concentración óptima de auxina para la elongación celular es superior para las células del vástago que para las de la raíz. Durante el transporte, la concentración disminuye por la acción de una enzima denominada AIA-oxidasa, que destruye la auxina.

Aunque la auxina está principalmente asociada con la elongación celular, presenta muchos efectos relativos al desarrollo, unos que tienen lugar en minutos y otros que tienen lugar en horas o más. Aún queda mucho por aprender acerca del funcionamiento de la auxina. De hecho, sus muchos efectos probablemente comporten una gran variedad de rutas de transducción de señales. Algunos estudios realizados en cultivos de tejidos y plántulas revelan que la auxina estimula la formación de tejido vascular en los meristemos apicales, así como la formación de raíces laterales y adventicias. La auxina es también responsable del desarrollo de los meristemos laterales, esto es, el cámbium vascular y el cámbium suberoso.

La auxina está implicada en la dominancia apical (*véase* el Capítulo 3), es decir, la supresión del crecimiento de las yemas axilares (Figura 11.3). Al retirar el meristemo apical del vástago, se interrumpe la dominancia apical y se estimula el crecimiento de las yemas axilares. Si el ápice del vástago resulta dañado o destruido, una de las yemas axilares se convierte rápidamente en el vástago principal. A menudo, los jardineros retiran los ápices de los vástagos con los dedos para dar forma a los vegetales y para que desarrollen más yemas portadoras de frutos. Las citoquininas, que estudiaremos en breve, promueven el crecimiento de las yemas axilares, y de ese modo contrarrestan los efectos de la auxina.

Las auxinas sintéticas, como el ácido naftalenacético (ANA), que no se degradan por la acción de la AIA-oxidasa, se utilizan tanto para estimular como para inhibir el crecimiento. Algunas, como el ácido indolbutírico, se comercializan como medio de propagación de vegetales al inducir la formación de raíces en las estacas. En la base de la estaca se aplica un polvo o pasta que contiene una auxina sintética, y a continuación se coloca dicha base dentro de agua, arena o suelo, para permitir la formación de la raíz. Hoy en día, algunas auxinas sintéticas, como el ácido 2,4 = diclorofenoxiacético (2,4 = D), se utilizan como herbicidas, pues provocan la producción de una alta concentración de etileno por parte de las plantas, el cual activa el envejecimiento. Las plantas de hojas anchas se eliminan con mayor facilidad que las gramíneas, probablemente porque absorben más auxina. El Agente Naranja, un agente químico utilizado para la defoliación durante la Guerra de Vietnam, era una mezcla de auxinas sintéticas. Los problemas de salud provocados por el Agente Naranja no fueron a causa de las auxinas en sí, que no son tóxicas para los humanos, sino que fueron debidos a un agente químico contaminante utilizado en la producción de auxinas sintéticas.

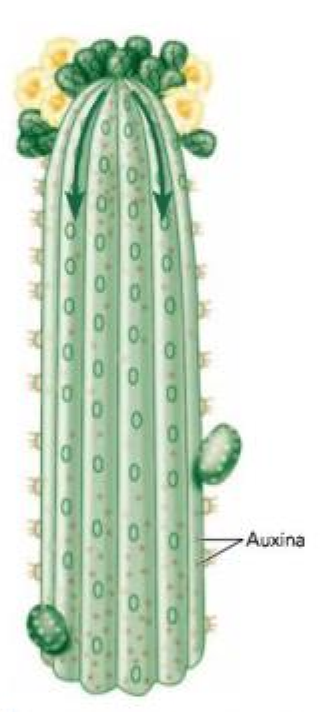



**Figura 11.3.** **La auxina es la responsable de la dominancia apical.**

Los cactus presentan una gran dominancia apical. Cuando la concentración de auxina desciende por debajo de un nivel crítico, una yema axilar localizada en un grupo de espinas comienza a crecer. En ocasiones, la yema situada en la parte más baja del tallo no es la primera en comenzar a crecer, lo que indica que en el crecimiento podrían estar implicadas otras hormonas, además de la auxina producida por el meristemo apical.

## Las citoquininas controlan la división y la diferenciación celulares, así como el retraso del envejecimiento

Las **citoquininas** influyen en el crecimiento vegetal de varias maneras, incluidos el control de la división y diferenciación celulares, contrarrestando la dominancia apical, y retrasando el envejecimiento de las hojas. El nombre *citoquininas* se refiere a su papel en la división celular o citocinesis. Suelen ser formas modificadas de adenina y,

originariamente, se descubrieron como resultado de una serie de experimentos realizados en plantas de tabaco, cuyo fin era encontrar agentes químicos estimulantes del crecimiento celular. Las citoquininas se sintetizan en la raíz y se transportan a través del xilema a otros órganos de la planta, donde fomentan de manera general un estado más juvenil de desarrollo. Por ejemplo, en el tallo, promueven el crecimiento de las yemas axilares. Si el meristemo apical del vástago se daña o se retira, aumenta la proporción citoquinina-auxina en las yemas axilares, promoviéndose así un crecimiento más rápido de dichas yemas. La aplicación directa de las citoquininas puede también impulsar el crecimiento de las yemas incluso si el meristemo apical está intacto. Las citoquininas retrasan el envejecimiento de las hojas y aumentan su longevidad de diversas maneras, entre ellas la atracción de aminoácidos desde otras partes de la planta. Aunque los científicos han observado varios efectos de las citoquininas, aún no terminan de comprender la ruta de transducción de señales de estas hormonas.

En el cultivo de tejidos vegetales, las citoquininas están asociadas tanto con la división celular como con la diferenciación que conduce a la producción de yemas del vástago. Las citoquininas en sí mismas presentan pocos efectos en las células de cultivo, pero, cuando se aplican junto con la auxina, las células cultivadas comienzan a dividirse y diferenciarse. Tales efectos dependen en gran medida de la concentración de hormonas. Si se aplica únicamente auxina, las células cultivadas se alargan, pero no se dividen. Si se añade también una citoquinina, los efectos dependen de la proporción auxina-citoquinina. Si la concentración de citoquinina es baja en comparación con la de auxina, las células crecen, se dividen y se diferencian, convirtiéndose en raíces. Si la concentración de citoquinina es moderada, las células crecen y se dividen rápidamente para producir una masa de células no diferenciadas denominada callo, pero no llegan a diferenciarse. Si hay una concentración elevada de citoquinina, las células crecen, se dividen y se diferencian, convirtiéndose en yemas del vástago. Se ha sabido que los efectos de la citoquinina y de la auxina en los tejidos son aplicables a numerosos tipos de plantas (*véase* el cuadro *Biotecnología* en página 274).

## Las giberelinas interactúan con las auxinas para regular el crecimiento celular y estimular la germinación de las semillas

Las **giberelinas** son un tipo de hormonas que afecta a una amplia variedad de fenómenos de desarrollo en las plantas, incluidas la elongación celular y la germinación de las semillas. El nombre se debe a un hongo del género *Gibberella*. Unos científicos japoneses descubrieron que dicho hongo segregaba una sustancia química que hacía que los tallos de arroz infectados alcanzaran gran altura antes de caer. Esta sustancia química recibió el nombre de *giberelina* y, más tarde, se descubrió que aparecía de forma natural en las plantas, en cantidades reguladas y de diversas formas. Hay más de 110 giberelinas diferentes, pero para cada especie vegetal sólo unas pocas son biológicamente activas. Al igual que la auxina, las giberelinas se sintetizan en los meristemos apicales, hojas jóvenes y embriones. Mientras que las auxinas y las citoquininas están formadas por aminoácidos y bases, las giberelinas están formadas por la unión de unidades isoprenoides de cinco carbonos, que juntas forman una característica estructura que contiene cuatro anillos.

Las giberelinas son uno de los varios tipos de hormonas implicados en la elongación del tallo. Como ya sabemos, se cree que las auxinas estimulan el crecimiento celular al activar las proteínas expansinas, que actúan como enzimas que aflojan las paredes. Las giberelinas podrían facilitar el movimiento de las expansinas para que se sitúen en la posición correcta en la pared celular. Además, aumentan la concentración celular de auxina, lo que podría explicar su increíble efecto en la elongación celular. La aplicación de giberelinas puede invertir el enanismo en numerosos mutantes enanos recesivos con bajos niveles de giberelina. Los investigadores examinan los mutantes que presentan elongación celular inhibida para descubrir cómo diversas hormonas y fotorreceptores participan e interactúan en la elongación celular.

Las giberelinas desempeñan un papel fundamental tanto en el crecimiento embrionario como en la germinación de la semilla. En semillas germinantes de cebada, una ruta de transducción de señales presenta giberelinas que estimulan la producción de la enzima alfa-amilasa, que rompe el almidón para aportar glucosa a las plántulas. En otra ruta, también en la cebada, las giberelinas activan la secreción de esta enzima. Las giberelinas también fomentan la germinación de las semillas. La hormona ácido abscísico, que estudiaremos en breve, prolonga la dormancia de las semillas, caracterizada por la gran concentración de ácido abscísico y la baja concentración de giberelinas en el embrión. Con el tiempo, el ácido abscísico se deteriora y se incrementa la síntesis de giberelinas. El proceso que permite a las semillas germinar después de un período de tiempo inmediato a su formación se suele conocer con el nombre de «postmaduración». Después de la imbibición, la absorción pasiva de agua por parte de la semilla, las gi-

BIOTECNOLOGÍA

## Los efectos de la auxina y de las citoquininas en las células vegetales de cultivo

La capacidad de regenerar plantas mediante el cultivo de tejidos es importante, no sólo para clonar plantas útiles, sino también para regenerar células que contienen material genético nuevo procedente de experimentos de Ingeniería Genética. En 1941, Johannes van Overbeek descubrió que el endospermo líquido del coco (*Cocos nucifera*), conocido como agua de coco, promovía el crecimiento, la división celular y la supervivencia de cultivos de tejidos vegetales. Una década más tarde, Folke Skoog y Carlos Miller obtuvieron resultados similares utilizando agua de coco en el cultivo de tejidos de tabaco. Accidentalmente, descubrieron que el ADN «viejo» y químicamente degradado también era útil para mantener cultivos de tejidos exitosos. Una labor de investigación química condujo al descubrimiento y a la identificación estructural de la primera citoquinina, denominada *kinetina*.

En los cultivos de tejidos de tabaco, un medio de nutrientes con macronutrientes, micronutrientes, vitaminas, 0,18 mg/l de auxina y sin kinetina, produjo raíces. Un medio con 1,08 mg/l de auxina y 0,2 mg/l de kinetina sólo produjo un callo de células que crecían y se dividían, mientras que un medio con 0,03 mg/l de auxina y 1,0 mg/l de kinetina produjo brotes y, con el tiempo, vegetales completos. En un gran número de Dicotiledóneas, variar la proporción auxinas-citoquininas hacía posible controlar el tipo de diferenciación de las




**Tejido embriogénico y no embriogénico.** La masa cristalina de tejido mide 1 centímetro de ancho y contiene unas 50.000 células no embriogénicas (NE), que no pueden ser inducidas con facilidad a la formación de plantas. La masa cremosa de tejido contiene un número equivalente de células embriogénicas (E), que pueden ser inducidas a la formación de embriones asexuales mediante la acción de hormonas introducidas en el medio de cultivo de tejidos.

berelinas liberadas por el embrión anuncian que es el momento de que la semilla cese la dormancia y comience a germinar.

Las giberelinas también promueven la floración de algunas plantas, incluidas aquellos que normalmente necesitan un tratamiento frío que suelen recibir del invierno, así como aquellos que «florecen prematuramente» para formar una inflorescencia de cierta altura en su segundo año de crecimiento. En la agricultura y en algunos experimentos que emplean plantas nativas para la restauración de la tierra, puede acelerarse la floración almacenando semillas o plantas a temperaturas que rozan la congelación antes de plantarlas, lo que sustituye el efecto de un largo invierno. La práctica de utilizar un tratamiento frío para acelerar la floración se conoce como **vernalización** (del latín *vernus*, «primavera») porque reduce el período de dormancia previo a la primavera. Los botánicos han descubierto que tratar los vegetales con giberelinas tiene el mismo efecto que la vernalización, es decir, la estación de crecimiento es más corta y la floración es más rápida. Dichos tratamientos suelen aplicarse en regiones templadas con períodos vegetativos cortos, pues una floración acelerada puede marcar la diferencia entre el éxito y el fracaso de un cultivo.

Las giberelinas también contribuyen a la formación de los frutos, lo que resulta en útiles aplicaciones comerciales. Por ejemplo, cuando se aplican a racimos de uvas en desarrollo, las giberelinas promueven el alargamiento de los entrenudos del tallo y aumentan el tamaño de las uvas (Figura 11.4). El resultado son uvas mucho más grandes, de mayor valor comercial, que a la vez sufren menos enfermedades producidas por hongos y bacterias, ya que existe más espacio entre las uvas para la circulación de aire.

### El ácido abscísico provoca la dormancia de las semillas y regula las respuestas del vegetal a las sequías

El ácido abscísico (ABA), una hormona terpenoide sintetizada en las hojas, tallos, raíces y frutos verdes, establece la dormancia en las semillas y otros órganos vegetales,

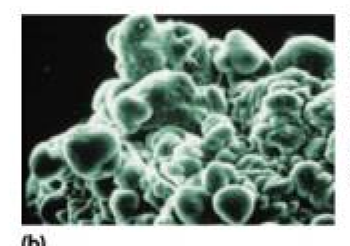
células cultivadas. Una proporción elevada producía raíces; una media, callos y una baja, brotes.

Sin embargo, en las Monocotiledóneas, la situación se presentó más compleja. Mientras que las células cultivadas crecían bien como callos en un medio de cultivo de tejidos, ninguna variación en la proporción de auxinas-citoquininas dio lugar a plantas regeneradas. En la década de 1970, se descubrió que muchas Monocotiledóneas en cultivos producían dos tipos diferentes de células. La mayor parte de las células que se formaban eran de gran tamaño y con vacuola conspicua, mientras que sólo se daban unas pocas células de tamaño pequeño y carentes de vacuola. Las células más grandes y de crecimiento más acelerado no producían plantas regeneradas en ningún medio de cultivo de tejidos conocido. Las células más pequeñas, de crecimiento más lento, respondían bastante bien a la incorporación de citoquininas, regenerando grandes cantidades de embriones que podían ser inducidos a formar plantas en medios con proporciones elevadas de citoquininas-auxinas. Los callos productores de embriones se forman con facilidad cuando la hoja de la semilla, o cotiledón, se coloca en un medio de cultivo de tejidos con auxina. La transferencia del callo a un medio con auxina y con un gran nivel de citoquininas da lugar a la formación del embrión y de la planta.

Hoy en día, el desafío es desarrollar métodos de cultivo de tejidos para regenerar las llamadas plantas difíciles, entre las que se encuentran muchos árboles forestales. Asimismo, los investigadores están inmersos en la búsqueda de genes individuales que influyan en el proceso de regeneración y que puedan moverse de una especie a otra mediante Ingeniería Genética.



(a)



(b)





(c)

**Embriones formados en cultivos de tejidos de arroz.**

**(a)** Esta micrografía óptica muestra embriones asexuales formándose a modo de protuberancias en un cultivo de tejidos. **(b)** Esta micrografía electrónica de barrido muestra embriones asexuales. **(c)** Este grupo de embriones asexuales procedentes del cultivo de tejidos muestra varios que ya han empezado a germinar.



**Figura 11.4.** **La giberelina es responsable de la elongación del tallo y del crecimiento de los frutos.**

La giberelina, pulverizada sobre uvas, promueve la elongación de los tallos que sostienen los frutos, a la vez que aumenta el tamaño de dichos frutos.

además de ayudar al vegetal a adaptarse a la escasez de agua. En un principio, se consideró erróneamente que el ácido abscísico desempeñaba un papel fundamental en la abscisión de la hoja, de ahí su nombre (*véase* el Capítulo 4). Con todo, este papel ahora parece ser secundario.

En lo referente a la dormancia de las semillas, el ABA promueve la producción de proteínas de reserva en las semillas y aumenta su concentración a medida que la semilla madura. Más tarde, impide la germinación durante los períodos de temperaturas frías, hasta que un aumento en la síntesis de giberelinas permite a las semillas germinar. En algunas plantas, mutantes de un solo gen reducen la concentración de ABA o reducen su efecto sobre la germinación de las semillas, lo cual da lugar a una germinación prematura.

Durante los períodos de escasez de agua, el ABA promueve el cierre de los estomas, evitando así una mayor pérdida de agua. Todavía no se comprende del todo la acción del ABA en las células oclusivas, pero, según parece, conlleva al menos tres rutas de transducción de señales. El hecho de que los estomas se abran o se cierren respon-

de a un conjunto de señales medioambientales, lo cual podría explicar la complejidad del mecanismo de acción del ABA.

## El etileno permite a la planta responder a la tensión mecánica, además de controlar la maduración de los frutos y la abscisión de las hojas

El **etileno** es un gas de acción hormonal que genera respuestas a la tensión mecánica y también estimula las respuestas del envejecimiento, como la maduración de los frutos y la abscisión de las hojas. La síntesis de etileno se origina por una elevada concentración de auxina, la presencia de tensión y varios fenómenos relativos al desarrollo.

El etileno impide que el vegetal adquiera una forma demasiado espigada para así evitar posibles daños causados por el viento y otras tensiones. De hecho, el gas reprime el crecimiento en longitud y promueve la expansión de la planta en anchura. Por consiguiente, las plantas estimulados por la auxina adquieren altura, mientras que las plantas estimulados por el etileno adquieren firmeza. La producción de etileno aumenta cuando algo toca el vegetal, cuando el viento lo zarandea o cuando se daña de algún modo (Figura 11.5).

El etileno también permite que la planta se adapte con éxito a los riesgos que supone el crecimiento subterráneo. Cuando un vástago o una raíz subterráneos encuentran un obstáculo, la presión induce la síntesis de etileno. Entonces, el etileno comienza una maniobra de crecimiento denominada **triple respuesta**, que permite al vástago o raíz apartarse o crecer rodeando el obstáculo (Figura 11.6). La triple respuesta incluye (1) una disminución en la elongación del tallo o la raíz, (2) un ensanchamiento del tallo o la raíz y (3) un encorvamiento del tallo o la raíz para poder crecer horizontalmente. La segunda y la tercera parte de esta triple respuesta permiten que el tallo o la raíz rodeen los obstáculos sin problema.

En el siglo XIX, el etileno se utilizaba como gas de alumbrado en las calles de las ciudades. En los lugares donde había fugas en las tuberías, podía observarse ocasionalmente la defoliación de los árboles, una muestra de la intervención del etileno en la abscisión de las hojas. La acción del etileno en la abscisión de las hojas y de los frutos se ha estudiado en profundidad. El receptor del etileno es una proteína transmembrana. Los componentes de la ruta de transducción de señales, que se involucran tras la unión del etileno con esta proteína, comprenden otras proteínas



**Figura 11.5. El tacto y otras tensiones físicas inducen la producción de etileno.**

El ejemplar más pequeño de *Arabidopsis* ha sido tocado dos veces al día, estimulando así la liberación de etileno, que impide el crecimiento longitudinal. El ejemplar de mayor altura no ha sido tocado.




**Figura 11.6. Triple respuesta al etileno.**

En la triple respuesta al etileno, las plantas dejan de crecer en longitud, adquieren anchura y comienzan a crecer horizontalmente. El alcance de la respuesta varía en consonancia con la concentración del etileno.

y un gen que aparentemente codifica para una proteína que controla la apertura y cierre de un canal o poro de membrana.

El etileno regula la maduración de algunos frutos, conocidos como *frutos climatéricos*. Algunos ejemplos son las manzanas, los aguacates, los plátanos, los melones, los higos, los mangos, los melocotones, las ciruelas y los tomates. Los frutos climatéricos experimentan un significativo y rápido incremento en la producción de etileno, que precede a un brusco aumento en la producción de $CO_2$ durante la maduración (Figura 11.7). En los frutos no climatéricos, como los cítricos, las uvas, los pimientos, las piñas, las fresas y las sandías, la producción de $CO_2$ decrece gradualmente a medida que se produce la maduración. Los tomates con un contenido en etileno menor de lo normal maduran más despacio. Dichos frutos crecen y suelen perder la clorofila, pero muestran un menor enrojecimiento y una gran resistencia a pasarse y arrugarse, por lo que se mantienen frescos y sabrosos durante varias semanas después de su compra. Como es de suponer, los cultivadores y los fruteros están deseosos de incorporar dichos tomates al mercado. Incluso los frutos tropicales con una cáscara de vida corta pueden comercializarse con éxito si los mutantes deficientes en etileno se comportan como estos tomates.

Actualmente, el proceso de maduración de los frutos climatéricos puede retrasarse si se almacenan a bajas temperaturas en atmósferas con un nivel bajo de $O_2$ y un nivel alto de $CO_2$. La baja temperatura y el bajo nivel de $O_2$ impiden cualquier nueva síntesis de etileno, mientras que el alto nivel de $CO_2$ frena la acción del etileno ya producido. Antes de abandonar el almacén, cada cargamento de fruta recibe una dosis estrictamente calculada de etefón, un agente químico hidrosoluble que libera el etileno de forma gradual. De este modo, los establecimientos pueden tener frutos climatéricos maduros durante todo el año.

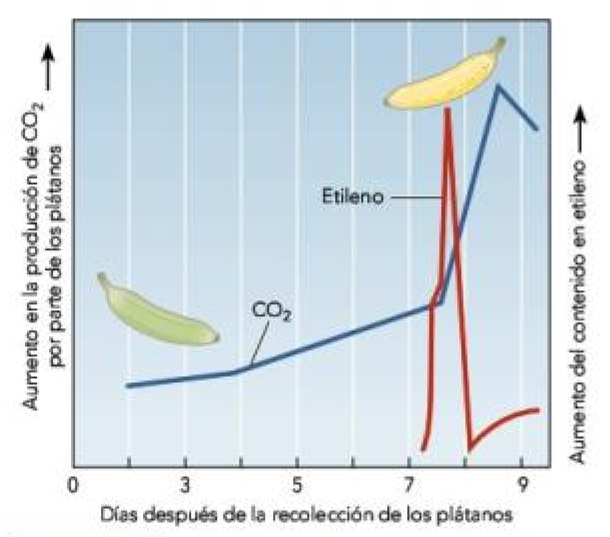



**Figura 11.7.** **Etileno y maduración de los frutos.**
En los frutos climatéricos, como los plátanos, un rápido aumento en la producción de etileno precede al incremento de la respiración, lo que indica que el etileno participa en el proceso de maduración.

## Los brasinoesteroides son un grupo recién descubierto de hormonas vegetales, que actúan como la auxina

Las hormonas esteroides son muy comunes en los animales, pero hasta hace poco no se habían identificado en los vegetales. Las hormonas esteroides vegetales se descubrieron por vez primera en el género *Brassica*, del que forman parte las coles, y por ello se les dio el nombre de **brasinoesteroides**. Los brasinoesteroides se unen a una proteína receptora en la membrana plasmática y no acceden al interior de la célula, a diferencia de los esteroides animales. Los brasinoesteroides estimulan la división celular y la elongación del tallo, originan la diferenciación de las células del xilema, promueven el crecimiento del tubo polínico, aminoran la velocidad de crecimiento de la raíz y retrasan la abscisión de las hojas, a la vez que impulsan la síntesis de etileno. En general, estos efectos son muy similares a los de la auxina, pero los mutantes que no sintetizan los brasinoesteroides suelen responder a la aplicación de auxinas, así que, aparentemente, los dos tipos de hormonas actúan a través de rutas diferentes.

## Existen otros compuestos que también pueden actuar como fitohormonas

Los fisiólogos vegetales admiten al menos otras dos clases de compuestos como fitohormonas potenciales: las poliaminas y el ácido jasmónico. Las poliaminas, denominadas así porque se sintetizan a partir de aminoácidos, promueven la división celular y la síntesis de ADN, ARN y proteínas. Las células bacterianas y animales parecen emplear las poliaminas como sustancias hormonales. En las plantas, las poliaminas estimulan la iniciación de las raíces y la formación de tubérculos, además de estar implicadas en el desarrollo de los embriones, las flores y los frutos. El ácido jasmónico, que se sintetiza a partir de ácidos grasos, inhibe el crecimiento de las semillas, del polen y de las raíces, al tiempo que promueve la acumulación de proteínas du-

rante el desarrollo de la semilla. El ácido jasmónico también estimula la formación de flores, frutos y semillas, y es un elemento activo de las defensas vegetales contra organismos patógenos. Los resultados de algunos experimentos señalan que un compuesto relacionado, el jasmonato de metilo, podría servir como una señal de alerta temprana que advierte a los vegetales situados en la dirección del viento de la acción nociva de patógenos o herbívoros contra otras plantas de las inmediaciones. Por ejemplo, al cortar matas de ajenjo en el campo, éstas liberaron jasmonato de metilo, lo que hizo que las plantas de tabaco silvestre (*Nicotiana attenuata*) cercanas a ellas produjeran una enzima defensiva. Posteriormente, el daño que los saltamontes y las orugas causaban a las hojas de tabaco se vio muy reducido.

## Repaso de la sección

1. **¿Qué es una hormona?**
2. **¿En qué se parecen y en qué se diferencian las citoquininas y la auxina?**
3. **¿De qué manera interactúan las giberelinas y el ácido abscísico?**
4. **Describe varias funciones del etileno.**

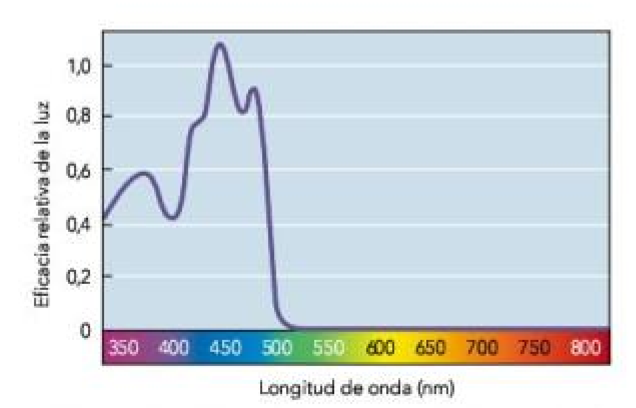
# Respuestas de las plantas a la luz

Las hormonas suelen estar implicadas en las respuestas de crecimiento de los órganos de las plantas, que tienen como resultado la orientación de los tallos, las hojas o las raíces hacia los estímulos externos o en sentido contrario a ellos. Algunas de estas respuestas de crecimiento se dicen **tropismos** (del griego *tropos*, «girar») porque son movimientos que responden a estímulos externos. Uno de los tipos más importantes de respuesta a la luz es el **fototropismo**, que es el crecimiento hacia la luz o en sentido contrario a ella. El crecimiento hacia la luz se conoce como *fototropismo positivo*, mientras que el crecimiento en contra de la luz se llama *fototropismo negativo*. Más adelante, en este capítulo, estudiaremos otros tipos de tropismos.

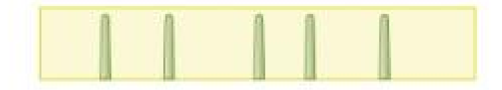
Existen varios fotorreceptores que toman parte en el fototropismo. Aunque los vegetales no tienen ojos ni cerebro, pueden obtener una increíble cantidad de información gracias a su exposición a la luz. En numerosos fenómenos de desarrollo, desde la floración hasta el crecimiento del tallo hacia la luz, median determinadas longitudes de onda de la luz, las cuales son todas componentes de la luz solar.

## La absorción de luz azul determina el crecimiento del tallo hacia la luz y la apertura de los estomas

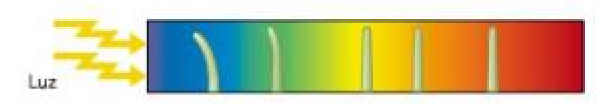
La luz azul regula un número de fenómenos de desarrollo en los vegetales, incluidos la apertura de los estomas, la inhibición de la elongación del hipocótilo y el fototropismo. Un ejemplo de fototropismo, la inclinación del tallo hacia la luz azul, se debe al movimiento de la auxina hacia el lado más oscuro del tallo. En el fototropismo, los vástagos crecen hacia la luz, mientras que las raíces crecen en sentido contrario a ella. Una proteína recientemente descubierta que contiene flavina, denominada *fototropina*, absorbe luz azul e inicia una ruta de transducción de señales que resulta en el movimiento de la auxina hacia el lado oscuro del tallo. Este movimiento estimula el crecimiento en el lado oscuro, lo que provoca a su vez el movimiento del tallo hacia la luz (Figura 11.8). Winslow Briggs y sus colegas de la Universidad de Stanford son los descubridores la




**(a)** Espectro de acción para el fototropismo estimulado por luz azul



**(b)** Coleóptilos antes de la exposición a la luz




**(c)** Coleóptilos después de una exposición de 90 minutos a los colores de luz indicados

**Figura 11.8.** La luz azul causa fototropismo.

fototropina, y ya han comenzado a comprender sus acciones. Cuando se absorbe luz azul, se añade fosfato a la fototropina, lo que inicia la transducción de señales. La fototropina es similar a otras proteínas que ayudan a los organismos a detectar la luz, el oxígeno y la tensión eléctrica.

El trabajo previo de Briggs y sus colaboradores defendía la hipótesis de que la luz provoca que la auxina se mueva hacia el lado oscuro del coleóptilo. La auxina no se destruye simplemente en el lado de la luz, como se había supuesto. Las raíces responden a la luz azul creciendo en sentido contrario a ella, una respuesta que tiene lugar en la naturaleza durante la germinación de las semillas en la tierra o cerca de la superficie del suelo. Las raíces reaccionan de manera diferente a los vástagos, pues son más sensibles a la auxina que éstos, luego la concentración que estimula el crecimiento del vástago inhibe el crecimiento de la raíz.

Estudios recientes han demostrado que la luz azul favorece la apertura de los estomas, mientras que la luz verde la impide. Actualmente, las investigaciones están consagradas a la identificación del fotorreceptor. Por ahora se han propuesto el carotenoide zeaxantina y la fototropina, la proteína portadora de flavina, como moléculas fotorreceptoras.

## La absorción de luz roja y de luz roja lejana indican cuándo tendrán lugar la germinación de las semillas, el crecimiento del tallo y la raíz, y la floración

La luz controla muchos fenómenos de desarrollo, desde la floración a la elongación del tallo. Los efectos de la luz en el crecimiento y desarrollo de las plantas se conocen como *fotomorfogénesis* (de las palabras griegas cuya traducción literal sería «formados por la luz»). En el caso de la luz roja y la luz roja lejana (casi infrarroja), el fotorreceptor que absorbe la luz y es responsable de los efectos de desarrollo se denomina **fitocromo**. Este fotorreceptor viene a ser como un interruptor de encendido y apagado. Cuando el fitocromo se expone a luz roja (660 nm), adopta una forma que absorbe luz roja lejana (720 nm). Esta forma de fitocromo recibe el nombre abreviado de $P_{FR}$ (que son las siglas de *phytochrome far red*, «fitocromo rojo lejano», en inglés). Cuando este mismo fitocromo se expone a luz roja lejana, adopta una forma que absorbe luz roja. Esta forma de fitocromo se conoce como $P_R$ (que son las siglas de *phytochrome red*, «fitocromo rojo», en inglés). Para casi todos los efectos, $P_{FR}$ es el interruptor de encendido, es decir, la luz roja es la responsable del efecto de desarrollo.

El fitocromo produce efectos a corto y largo plazo, todos ellos modulados por rutas de transducción de señales. Controla gran cantidad de genes, incluidos los que intervienen en la pigmentación verde de las hojas, y también la expresión de varias proteínas de gran relevancia en la fotosíntesis.

El fitocromo se descubrió como resultado de unos estudios sobre la germinación de semillas. Algunos vegetales producen semillas **fotoblásticas**, lo que quiere decir que necesitan ser activadas por la luz. El fotoblastismo en las semillas de vegetales que crecen al sol, como algunos tipos de lechuga (*Lactuca sativa*), suele responder a la luz roja (Figura 11.9). La luz solar contiene tanto luz roja como luz roja lejana, pero sobre todo es fuente de luz roja. En las semillas de vegetales que crecen en la sombra, como la *Phacelia*, se necesita luz roja lejana para romper el fotoblastismo. La luz solar que se filtra a través de las hojas posee un componente de luz roja lejana mucho mayor. En consecuencia, el fotoblastismo suele bloquear la germinación hasta que las condiciones son propicias para el crecimiento de la plántula.

Algunas variedades de lechuga con semillas fotoblásticas han servido de modelo para estudiar la dormancia de las semillas. En éstas, se puede romper la dormancia activando el sistema fitocromo, mediante la aplicación de giberelinas, la estratificación (tratamiento frío) o retirando


(a)


(b)

**Figura 11.9.** Fotodormancia de las semillas.
Las semillas de lechuga han servido como modelo para estudiar la fotodormancia y el efecto del fitocromo. (**a**) Las semillas de lechuga no germinan si se mantienen a oscuras o se exponen una serie de veces a luz roja y a luz roja lejana, concluyendo con luz roja lejana. (**b**) Las semillas de lechuga germinan si se exponen a luz roja o se exponen repetidas veces a luz roja y a luz roja lejana, conduyendo con luz roja.

la testa de la semilla y las capas de endospermo que rodean al embrión (*véase* el cuadro *El fascinante mundo de las plantas* en esta misma página).

El fitocromo y el tratamiento frío parecen estimular la síntesis o acción de las giberelinas que promueven la germinación. La absorción efectiva de agua que hace que la radícula se alargue se debe a la descomposición de compuestos de reserva, como las grasas, el almidón y las proteínas del embrión.

De manera general, el fitocromo alerta a las plantas que necesitan sol cuando están a la sombra. Estimulado por el componente de luz roja de la luz solar, el fitocromo inhibe la elongación celular, probablemente interfiriendo con la producción y la acción de las giberelinas. La elongación se reanuda si el vegetal está a la sombra y recibe básicamente luz roja lejana. De este modo, la respuesta del fitocromo hace que los tallos se mantengan cortos, salvo que el vegetal tenga que competir por la luz. En el caso de las plantas que necesitan sombra, el crecimiento del tallo se debe de manera casi equivalente a la luz roja y a la luz roja lejana, aunque las hojas presentan un aspecto más saludable y están más verdes a la sombra.

## La fotoperiodicidad regula la floración y otras respuestas estacionales

En las regiones templadas de la Tierra, las plantas crecen y florecen en primavera, verano y otoño, pero no en invierno. Para poder determinar en qué estación del año se encuentran, las plantas de regiones templadas reconocen muchas señales medioambientales, pero suelen confiar especialmente en los cambios que detectan en el fotoperíodo, la duración relativa del día y la noche. Esta respuesta a la duración relativa del día y la noche se conoce como **fotoperiodicidad**.

En la década de 1920, W. W. Garner y H. A. Allard estudiaron una variedad de tabaco, *Maryland Mammoth*, que no florecía durante el verano en Maryland, un Estado

EL FASCINANTE MUNDO DE LAS PLANTAS

### Estudio de las semillas fotoblásticas

El mecanismo de acción por el que el fitocromo rompe la dormancia y promueve la germinación de algunas semillas es aún un misterio en parte. Las semillas de lechuga (*Lactuca sativa*) han servido a menudo como modelo para estudiar el fotoblastismo. Si las semillas se embeben durante varias horas y luego reciben un tratamiento de luz roja, la radícula comienza a brotar a través de la testa de la semilla unas 16 horas después. El efecto de la luz roja responsable de esta respuesta puede invertirse utilizando luz roja lejana, hasta ocho horas después de haber utilizado la luz roja. Cualquiera que sea la acción del fitocromo ($P_{FR}$) —su ruta de transducción de señales—, ésta tiene lugar durante las ocho horas anteriores al inicio de la brotación de la radícula.

Si se extraen las capas externas de las semillas de lechuga, que consisten en la testa de la semilla y el endospermo, se produce lo que se denomina *embriones desnudos*, que germinan en la oscuridad sin tratamiento de luz roja. Los embriones desnudos tratados con luz roja absorben agua y germinan con mayor rapidez que los embriones que reciben un tratamiento de luz roja lejana o no reciben luz alguna. El fotoblastismo de dichos embriones desnudos puede restablecerse si se les rodea de solutos, que compiten con el embrión por los enlaces con las moléculas de agua. Los solutos imitan la testa y las capas de endospermo al aportar una fuerza física que impide la absorción de agua.

La luz roja induce un potencial hídrico más negativo en los embriones, lo que equivale a una mayor capacidad de absorción de agua. O bien la concentración de solutos aumenta en las células de la radícula, donde primero se produce la elongación celular en el proceso de germinación, o bien las paredes celulares se debilitan para permitir la expansión celular. Éstos son los únicos dos factores que pueden disminuir el potencial hídrico para estimular la germinación.




Fitocromo y dormancia de las semillas

al este de Estados Unidos. Con la llegada del otoño, trasladaron ejemplares al invernadero y observaron que las plantas florecieron al fin en diciembre. En el curso de la investigación, descubrieron que las plantas florecían cuando la duración del día era inferior a 14 horas. Acuñaron el término **planta de día corto** (**PDC**) para describir el tabaco y demás plantas que florecen sólo cuando los días son más cortos de lo normal (Figura 11.10). Las plantas de día corto florecen a finales de verano y a principios de otoño. Algunos ejemplos de estas plantas son la poinsettia o flor de Pascua, la soja, la violeta y algunas fresas. Seguidamente, se descubrieron las plantas de día largo y las plantas de día neutro. Una **planta de día largo** (**PDL**) florece sólo cuando la duración del día es mayor de lo habitual. Algunos ejemplos son el trébol, las petunias y el trigo. Las plantas de día largo florecen a finales de primavera o a principios de verano. Una **planta de día neutro** florece independientemente de la duración del día. Algunos ejemplos son la alegría, el maíz y el acebo. Durante la década de 1940, algunos investigadores descubrieron que, en realidad, las plantas miden la duración de la noche, y no la del día. Luego sería más acertado llamar a una planta de día largo (PDL) planta de noche corta, y a una planta de día corto, planta de noche larga. Pero la terminología anteriormente ya se había establecido.

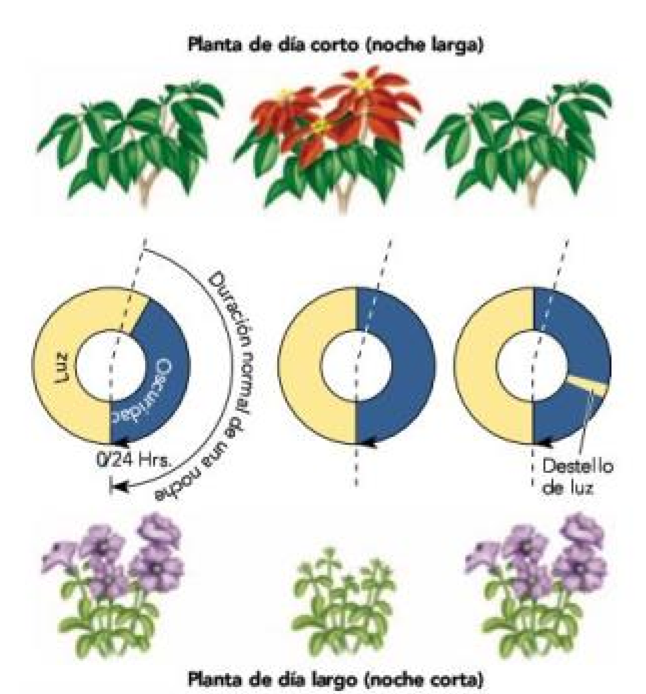



**Figura 11.10.** **Plantas de día corto y de día largo.**
Las plantas de día corto (noche larga) florecen cuando la noche es más larga de lo habitual. Las plantas de día largo (noche corta) florecen cuando la noche es más corta de lo normal.

Algunas plantas, como la *Xanthium*, sólo necesitan exponerse una vez al fotoperíodo adecuado para inducir la floración. Otras, como la soja, necesitan entre varias y numerosas exposiciones. El sistema fitocromo interviene a la hora de medir la duración de la noche. Si una planta de día corto (noche larga) sufre aunque sólo sea una breve interrupción de luz roja durante la noche que de otro modo se consideraría una noche larga inductora, no florecerá. Si una planta de día largo (noche corta) se expone a noches largas, que no inducen la floración, un destello de luz durante esas noches no inductoras bastará para restablecer la floración. Sólo la luz roja causa este efecto de interrupción de la noche (Figura 11.11) El efecto de la luz roja puede invertirse con luz roja lejana, lo que indica que el fitocromo está implicado en este proceso. Con todo, el fitocromo en sí no es el que mide la duración de la noche como si de una especie de reloj se tratase. En pocas horas, y mucho antes de que la noche larga toque a su fin, la forma de fitocromo que absorbe luz roja lejana, predominante al final de un día soleado, se descompone para volver a la forma anterior, que absorbe luz roja. Los científicos aún no saben qué es lo que mide la duración de la noche, aunque podría tener que ver con una subpoblación de moléculas de fitocromo.

Los cultivadores comerciales manipulan el fotoperíodo de varios vegetales para incitar la floración. Por ejemplo, las flores de Pascua son plantas de día corto que han de estar listas para su venta en diciembre. Su cultivo comienza con la siembra de estacas a finales de verano, y las poinsettias se exponen a condiciones similares a las de las plantas de día corto desde principios de septiembre, durante cuatro o seis semanas, de manera que las flores estarán listas para Navidad. Las flores de Pascua, que en realidad son bastante pequeñas, se producen junto a las coloridas hojas modificadas que se denominan *brácteas*, las cuales necesitan también días cortos.

Los meristemos florales se forman a partir de meristemos apicales del vástago, pero sorprendentemente son las hojas, en lugar de los meristemos, las que detectan el fotoperíodo. Este hecho se descubrió al cubrir de manera selectiva una parte de la planta mientras se exponía el resto del mismo a la luz. En respuesta al fotoperíodo inductor, la hoja produce una sustancia que viaja en sentido ascendente por el tallo, hasta el meristemo apical del vástago, y promueve la floración. Una hoja inducida puede retirarse de la planta e injertarse, durante sólo unos cuantos días en

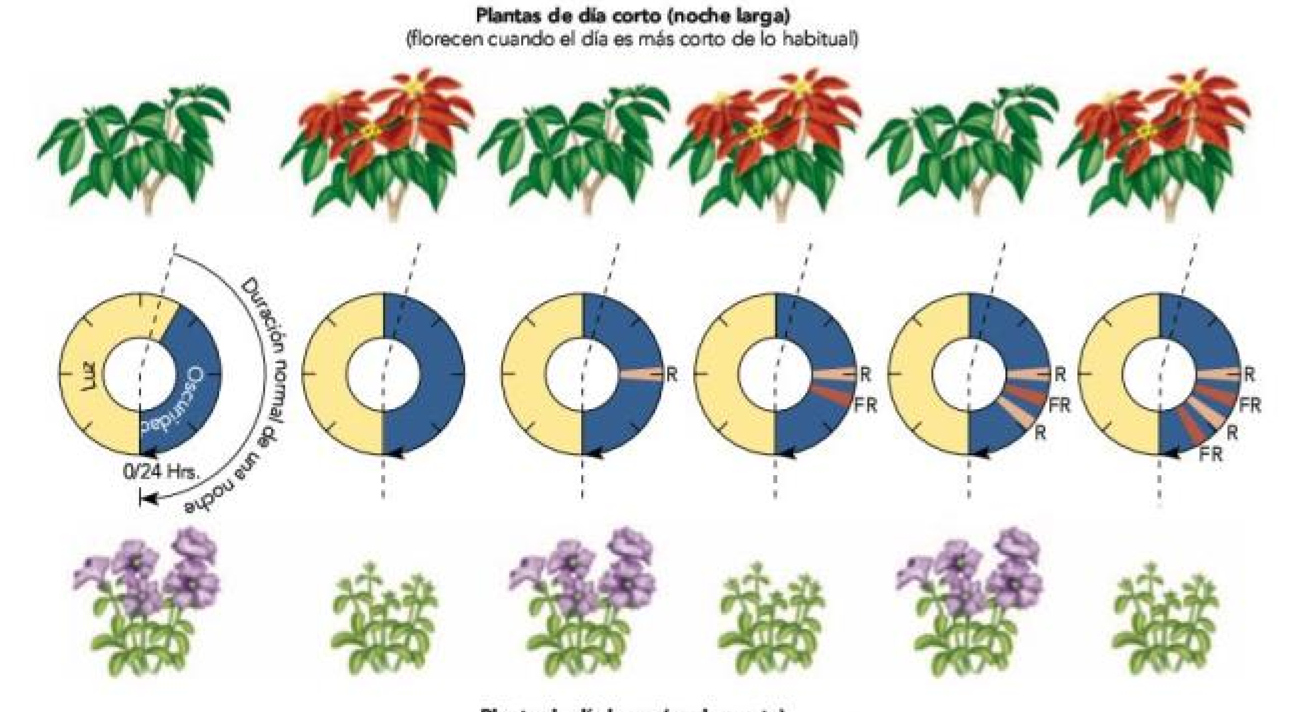



**Figura 11.11.** Interrupciones nocturnas de la floración.

En una planta de día corto, una interrupción de luz roja durante una larga noche que induce la floración imposibilita que ésta se produzca. Si la luz roja va sucedida de luz roja lejana, la floración tendrá lugar. En una planta de día largo expuesta a una noche larga que no induce la floración, una interrupción de luz roja durante la noche restablece la floración.

una serie de plantas que no han sido inducidos a la floración. La hoja inducida continúa estimulando la floración, durante unos días, y puede de hecho originarla en varias de las plantas huésped. La sustancia hipotética que promueve la floración no ha sido identificada, pero se le ha dado el nombre de **florígeno**. El florígeno no parece corresponderse con ninguna fitohormona conocida, aunque podría ser una mezcla de hormonas. Pese a haberse realizado numerosos intentos, no se ha podido aislar ningún compuesto que actúe como el florígeno, lo que seguramente denote que el florígeno se descompone fácilmente durante la extracción o que sólo es activo en cantidades extremadamente pequeñas. El valor económico del florígeno aislado sería inmenso. El compuesto podría pulverizarse sobre las plantas para inducir una floración más temprana, en una fecha concreta, o una floración uniforme de todas las plantas de un mismo campo.

El prominente fisiólogo vegetal Antón Lang descubrió que algunas plantas de día largo bienales pueden ser inducidas a la floración mediante la aplicación de giberelina, incluso si se cultivan en días cortos. La hormona provoca la rápida elongación de un largo pedúnculo en un proceso conocido como **floración prematura** (Figura 11.12). Lang y sus colegas también descubrieron que las plantas de día largo producían inhibidores de la floración, que pueden ser transpuestos mediante injertos a otros vegetales. Por otro lado, no hallaron indicio alguno de inhibidores de la floración en las hojas de las plantas de días cortos. Por lo tanto, el florígeno, o un aspecto del mismo en algunas plantas, podría estar relacionado con la desaparición de un inhibidor cuando tiene lugar un fotoperíodo inductor.

Algunas plantas, como la piña, florecen en respuesta a la aplicación de grandes concentraciones de auxina, lo que resulta en la síntesis de etileno. Sorprendentemente, dichas plantas pueden ser inducidas a la floración si se vuelcan, lo que produce un aumento en el nivel de auxina de la parte inferior, que promueve la síntesis de etileno. Volcar las plantas podría funcionar con aquellas que crecen en reci-



**Figura 11.12.** **Algunas plantas experimentan floración prematura.**

Algunas plantas, como la «col fétida», sufren una floración prematura y producen un largo pedúnculo. Este proceso ocurre de forma natural, pero puede ser inducido mediante la acción de las giberelinas.

pientes, pero esto es, claro está, inviable en los campos de cultivo. En el campo, las plantas de piña se pulverizan con una auxina artificial que las induce a florecer, al tiempo que madura los frutos. De este modo, la recolecta de la fruta se hace de forma mecánica y se simplifica considerablemente.

## Las plantas responden a ciclos diurnos y nocturnos repetidos

Las plantas presentan ciclos biológicos de unas 24 horas, conocidos como **ritmos circadianos** (del latín *circa*, «alrededor de», y *dies*, «día»). Muchas leguminosas cierran sus folíolos durante la noche en respuesta a la disminución de la luz y la temperatura (Figura 11.13a). Un gran número de características bioquímicas y fisiológicas de las plantas y otros organismos experimentan flujo y reflujo en ciclos de 24 horas. La tasa de transpiración y la actividad de muchas enzimas oscilan según un ritmo circadiano. Además de las plantas, otros organismos también siguen estos ritmos cíclicos. Por ejemplo, el alga marina unicelular *Gonyaulax polyedra* realiza la fotosíntesis al máximo durante el día y produce su propia luz, mediante bioluminiscencia, igualmente al máximo durante la noche.

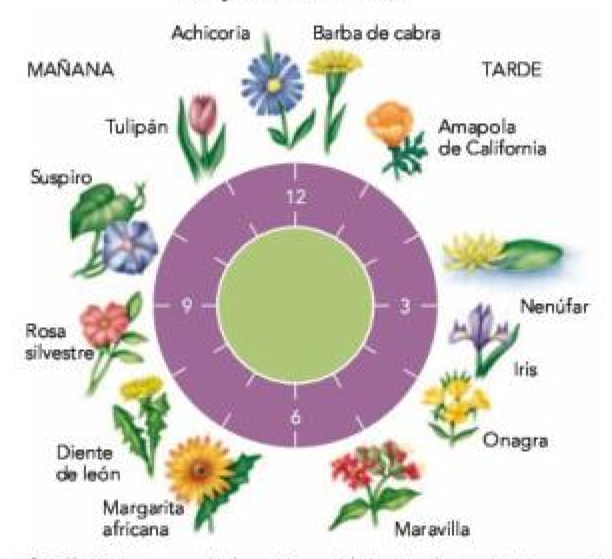
Los ritmos circadianos se suceden en un ciclo de aproximadamente 24 horas, incluso si se mantiene a los vegetales en un medio estable de luz u oscuridad. En la naturaleza, el sistema fitocromo desempeña un papel importante en el mantenimiento y reajuste del reloj circadiano cada día, ya que la luz solar de la mañana cambia rápidamente la mayor parte del fitocromo a la forma que absorbe luz roja.

Los científicos que estudian los ritmos circadianos tratan de encontrar mutantes en los que el proceso haya sido alterado, buscando uno o más genes que actúen como los principales elementos de control. En una serie de experimentos, estudiaron el gen que codifica para una proteína que une las clorofilas en los fotosistemas de la fotosíntesis. La síntesis de





**(a)** Las hojas de las judías, al igual que las de muchas otras plantas, se mueven de una posición horizontal diurna, útil para capturar la luz, a una posición vertical que minimiza la pérdida de calor hacia la atmósfera.




**(b)** El botánico sueco Carl von Linneo ideó un jardín que teóricamente podía funcionar como un "reloj floral", ya que cada vegetal abre y cierra sus flores a distintas horas del día. Al observar el estado de las flores, una persona podría determina la hora aproximada.

**Figura 11.13.** **Nictitropismo.**

esta proteína que une clorofilas tiene lugar a diario y comienza con la primera luz del sol. Al añadir el gen luciferasa de la luciérnaga al ADN que codifica para esta proteína, los científicos cultivaron un ejemplar de *Arabidopsis* que producía luminiscencia cuando se activaba el gen, igual que una luciérnaga. Para seleccionar los mutantes con un ritmo circadiano bastaría simplemente con buscar los vegetales que no mostraran dicha luminiscencia al amanecer.

Muchas leguminosas colocan sus hojas horizontalmente durante el día y verticalmente durante la noche. La explicación propuesta por Darwin es que este «nictitropismo» reducía la pérdida de calor durante la noche al limitar la superficie foliar expuesta al cielo nocturno. El nictitropismo de las plantas varía mucho de una especie a otra. Las flores de numerosas plantas también se abren y se cierran en momentos específicos durante el día o la noche. La apertura de las flores suele corresponderse con la actividad de determinados polinizadores, como insectos, murciélagos o pájaros. El botánico sueco Carl von Linneo (1707-1778) diseñó un jardín de flores que consistía en porciones triangulares, donde cada uno correspondía a una hora del día diferente (Figura 11.13b). Cada porción contendría una especie que abriría sus flores a esa hora del día. Teóricamente, una persona podría determinar la hora observando qué plantas abrían o cerraban sus flores. Lo que no se sabe es si Linneo llevó a la práctica con éxito dicho «reloj floral».

### Repaso de la sección

1. **Describe lo que sucede durante el fototropismo.**
2. **¿Cuál es el efecto de la luz azul y la luz roja en las plantas?**
3. **Describe los efectos del fitocromo.**
4. **¿Qué entendemos por plantas de día corto y plantas de día largo?**
5. **¿Cómo afectan los ciclos de noche y día a las plantas?**

## Respuestas de las plantas a otros estímulos medioambientales

Además de las hormonas y de la luz, las células vegetales están sujetas a otros muchos estímulos medioambientales, como la gravedad, el viento y el tacto físico. En muchos medios, las plantas deben también prepararse para los cambios estacionales y para los períodos de sequías, inundaciones o temperaturas extremas. Para poder sobrevivir, una planta también debe saber disuadir a los herbívoros y a los organismos causantes de enfermedades.

### La raíz y el vástago responden a la gravedad

El crecimiento a favor de la gravedad o en contra de ella se denomina **gravitropismo**. Cuando una raíz crece a favor de la gravedad, su crecimiento se conoce como *gravitropismo positivo*. Cuando un vástago crece en contra de la gravedad, su crecimiento se conoce como *gravitropismo negativo*. Actualmente existen dos hipótesis que intentan explicar cómo responden las plantas a la gravedad. Una hipótesis atribuye el gravitropismo a unos plastidios especializados denominados **estatolitos**, que están llenos de densos granos de almidón y que se localizan en las células de la caliptra. Si estas células mueren, el gravitropismo desciende de forma acentuada. Debido a su densidad, los estatolitos se establecen en el fondo de las células, y de ese modo identifican la dirección de la gravedad para la planta (Figura 11.14). La auxina es transportada a la parte «inferior» gravitacional de la raíz, donde reprime el crecimiento, lo que permite a la parte «superior» de la raíz crecer, resultando en una curvatura descendente. En los tallos, los estatolitos de las células del córtex y la epidermis perciben la gravedad y responden de manera similar, provocando la elongación celular en la parte «inferior», resultando en una curvatura ascendente. Con todo, algunos vegetales que carecen de estatolitos, como algunos mutantes de *Arabidopsis*, presentan una respuesta a la gravedad reducida, pero significativa. En consecuencia, puede que los estatolitos no sean la única causa implicada en el gravitropismo.

Una segunda hipótesis, conocida como la hipótesis de la presión gravitacional, afirma que la gravedad empuja las proteínas a la membrana plasmática superior y añade presión a las proteínas en las membranas plasmáticas inferiores, lo que permite a la planta distinguir entre las membranas superiores e inferiores. Por ejemplo, las proteínas denominadas *integrinas*, presentes tanto en animales como en vegetales, conectan la parte externa de la membrana celular al citoesqueleto interno. Las integrinas fueron descubiertas hace poco. Se localizan en las membranas de los estatolitos y también pueden aparecer en las membranas plasmáticas. Quizás llegue a descubrirse que la hipótesis de los estatolitos y la de la presión gravitacional tienen mucho en común.

Las raíces y los vástagos responden de forma simultánea a varios estímulos, incluidas la gravedad, la luz y la pre-

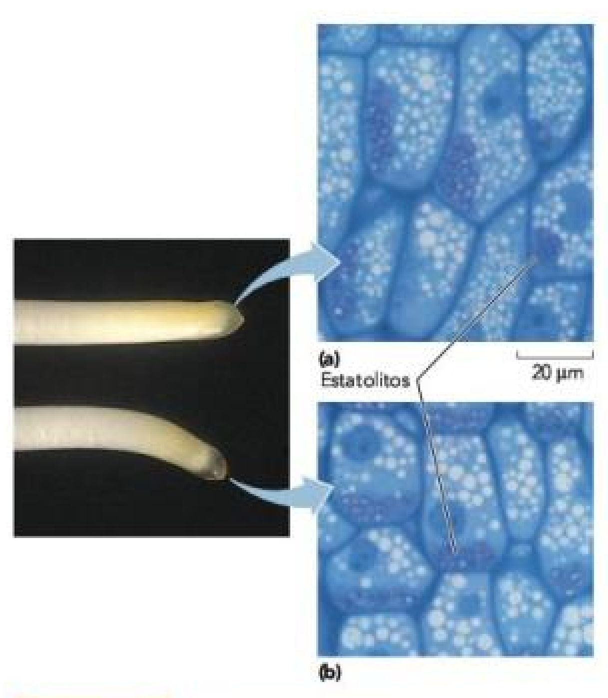



**Figura 11.14.** Los estatolitos pueden ser los causantes del gravitropismo.

(a) Esta micrografía muestra una raíz inmediatamente después de haberla volteado. (b) Como puede apreciarse, en la respuesta gravitrópica, los estatolitos se acumulan en el fondo de las células.

sencia de agua. Por lo tanto, la dirección real del crecimiento del vástago y de la raíz depende de la interacción de estos estímulos. Por ejemplo, las raíces pueden modificar una respuesta gravitacional estrictamente vertical para crecer horizontalmente hacia una fuente de agua.

## Las plantas responden a estímulos mecánicos, como el tacto o el viento

El **tigmotropismo** (del griego *thigma*, «tocar») es una respuesta del crecimiento al tacto (*véase* el Capítulo 4). El tacto afecta a las plantas de varios modos. Uno de estos conlleva la producción de etileno. Ya sabemos que el etileno hace que las plantas crezcan en anchura en lugar de en longitud. De hecho, si se toca o frota un tallo, lo cual probablemente simule la acción del viento, el tallo responderá produciendo etileno y reduciendo el crecimiento longitudinal. Los zarcillos se enroscan alrededor de los objetos que encuentran a su paso a causa de una respuesta al tacto. El lado del zarcillo que toca un objeto extraño produce etileno, que inhibe el crecimiento en ese lado, mientras que el crecimiento en el otro lado hace que el zarcillo se curve (Figura 11.15).

Existen otros tres tropismos observables que merecen un estudio más extenso: hidrotropismo, heliotropismo y quimiotropismo. El **hidrotropismo**, que es el crecimiento hacia el agua o en sentido contrario a ella, tiene lugar cuando las raíces crecen hacia el agua o tierra húmeda. La caliptra contiene el sensor, y la ruta de transducción de señales contiene calcio. El **heliotropismo**, o búsqueda del Sol, afecta a las flores u hojas que siguen al Sol, como los girasoles, o que evitan el Sol durante todo el día. El heliotropismo puede ser un fototropismo continuo, aunque parece que tiene lugar en pedúnculos u hojas maduros que ya no van a crecer más, y puede originar una pérdida de turgencia en la parte del tallo que está a la sombra. Se cree que el **quimiotropismo**, que consiste en el crecimiento hacia un estímulo químico o en contra de él, dirige el crecimiento del tubo polínico hacia el gametofito femenino de las plantas con semillas. En las plantas con flores, el tubo polínico tiene que crecer en toda la longitud del estilo, que puede ser de varios centímetros. En la flor de Lis(*Lilium longiflorum*) se sospecha que una pequeña proteína es el agente químico atrayente.

Otros efectos del tacto en las plantas traducen los estímulos mecánicos en una acción rápida. Por ejemplo, las hojas de la planta que se dice sensitiva (*Mimosa pudica*) se cierran cuando se tocan, doblándose verticalmente (Figura 11.16). En el caso de *Mimosa*, las células de unos órga-



**Figura 11.15.** Tigmotropismo.

Los zarcillos proporcionan un buen ejemplo de tigmotropismo, que es el crecimiento en respuesta al tacto.

nos especializados, denominados pulvinos y situados en el lugar de unión de las hojas y los folíolos, pierden potasio y más tarde agua en respuesta al tacto. Como resultado, la planta se vuelve fláccido en vez de turgente, y los folíolos se pliegan juntamente. Un impulso eléctrico lento transfiere el estímulo de un folíolo a otro. El impulso es mucho más lento que en los nervios animales, ya que no existe un modelo de conducción directo, como las neuronas.

La venus atrapamoscas (*Dionaea muscipula*), una planta que vive en pantanos con un abastecimiento inadecuado de nitrógeno, caza insectos con sus hojas modificadas, que se doblan para crear una «trampa» medio segundo después de que el insecto haya activado los pelos. Hay tres pelos activadores dentro de cada mitad de la hoja. Si se tocan al menos dos, uno tras otro, o se toca uno dos veces, la trampa se cerrará. Después de la estimulación mecánica de los pelos activadores, el estímulo ha de transducirse a una señal eléctrica, que a continuación se propaga a través de la hoja. El cierre de la hoja conlleva la absorción de agua por parte de las células del mesófilo en el área foliar que sirve de «bisagra», las cuales se hinchan para cerrar la trampa mecánicamente. La estimulación de los pelos activadores despolariza la membrana. El mecanismo de propagación eléctrica sigue siendo un misterio.

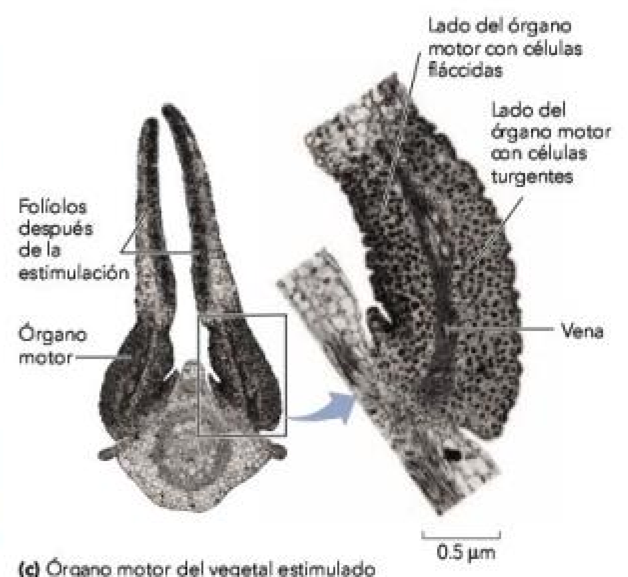
## Las plantas se preparan para afrontar condiciones medioambientales que les impiden llevar a cabo un metabolismo y crecimiento normales

Aunque los ápices del vástago y de la raíz de las plantas permiten que éstas experimenten un crecimiento continuo, muchas plantas dejan de crecer temporalmente o mueren en momentos del año predecibles. Al final de cada período vegetativo, las plantas anuales mueren, mientras que las plantas caducifolias pierden sus hojas y entran en un estado de dormancia. En las zonas templadas, los días más cortos y las temperaturas más bajas son señal de esta transición. En las zonas tropicales y desérticas, el comienzo de la estación seca sirve como señal.

La dormancia de las yemas conlleva una serie de cambios anatómicos y bioquímicos en los que participan dos hormonas vegetales: el ácido abscísico (ABA) y las giberelinas. En las zonas templadas, los días cada vez más cortos (que comienzan después del solsticio de verano de junio) señalarán a los ápices de los vástagos que deben prepararse para afrontar las inclemencias de las condiciones ambientales. En las zonas tropicales en las que se alternan las


(a)


(b)



(c) Órgano motor del vegetal estimulado

**Figura 11.16.** La «vergonzosa», *Mimosa pudica*.

Apenas un roce hace que los folíolos se cierren en uno o dos segundos. (**a**) Planta no estimulada. (**b**) Planta estimulada. (**c**) Micrografía óptica de un órgano motor de una planta estimulada. Las células fláccidas del interior han perdido agua, mientras que las células turgentes del exterior la han retenido.

estaciones húmedas y las secas, la falta de agua indica al vegetal que tiene que emprender preparativos similares. Los preparativos, conocidos como aclimatación, comienzan en las zonas templadas antes del otoño y suponen la producción de escamas que protegen las yemas (Figura 11.17) y la acumulación de ABA. Las escamas ayudan a aislar las yemas y a protegerlas de secarse. El ácido abscísico induce la dormancia e impide el crecimiento en los periodos pasajeros cálidos o húmedos durante lo que sería una estación severa. En muchos casos, el frío o la sequía ayudan a romper el estado de dormancia mediante la destrucción gradual del ABA. La síntesis de las giberelinas, en respuesta a los días primaverales más largos y cálidos o a los días más húmedos de la estación de lluvias, también ayuda a romper el estado de dormancia.

Muchos árboles pierden sus hojas con anterioridad a unas condiciones medioambientales adversas, como el frío o la sequía, o con la llegada de éstas. Antes de la abscisión, se desarrolla una zona de abscisión cerca de la unión de un pecíolo foliar con el tallo. Esta zona contiene dos capas de células. La capa de separación más cercana al limbo foliar está compuesta por finas células cuyas paredes celulares son frágiles. Antes de la caída de las hojas, estas células se hinchan y podrían dividirse, y las paredes celulares se rompen y se vuelven gelatinosas. La capa de separación más cercana al tallo presenta varias capas celulares con paredes impregnadas de suberina sebosa, que sellarán la zona de ruptura cuando se produzca la caída de las hojas.

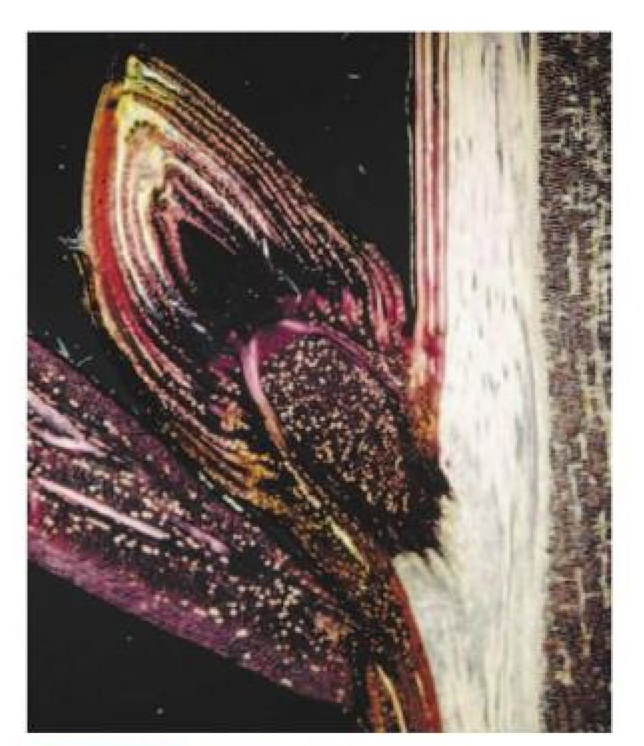


**Figura 11.17. Dormancia de las yemas.**
En esta micrografía de una sección longitudinal de una yema axilar, las escamas rodean el meristemo apical del vástago en estado de dormancia, protegiéndolo y aislándolo durante los meses de invierno.

Antes de la pérdida de las hojas, las moléculas utilizables sufren una migración desde los limbos foliares para regresar a los tallos. Las proteínas y el almidón se descomponen en subunidades movibles de aminoácidos y glucosa. Incluso las vitaminas y los iones minerales son «reciclados» por la planta. Una disminución en la producción de citoquininas por parte de la raíz acarrea la reclamación de estas moléculas. La aplicación de citoquininas puede evitar la pérdida de moléculas y mantener las hojas verdes mucho más allá del momento en el que los acostumbrados preparativos para el invierno habrían de comenzar.

Los preciosos colores otoñales de las hojas, el rojo, el amarillo y el naranja, tienen en realidad dos orígenes. Los pigmentos rojos de las antocianinas se sintetizan de nuevo en otoño, mientras que los carotenoides amarillos y naranjas, ya presentes en las hojas, se vuelven visibles con la ruptura de la clorofila. La síntesis de antocianinas en las hojas al final del período vegetativo ha sido siempre una incógnita para los científicos. ¿Por qué los vegetales «echarían a perder» la energía? Algunos investigadores de la Universidad de Harvard han formulado la hipótesis de que la capa de antocianinas rojas, que se acumula en las células del mesófilo de algunos vegetales en el momento en que las hojas comienzan a morir, las protege de cualquier daño mientras se retiran los nutrientes. Normalmente, la clorofila absorbe las longitudes de onda nocivas de la ultravioleta a la azul. No obstante, a medida que las hojas envejecen, la clorofila se descompone, así que parece que los pigmentos rojos asumen la tarea. Con frecuencia, las antocianinas se acumulan en vegetales que sufren tensiones debido a sequías o temperaturas muy frías, donde podrían actuar como moléculas protectoras osmóticamente activas.

El etileno promueve la abscisión de las hojas, mientras que la auxina y las citoquininas la suprimen. El etileno estimula la síntesis y la actividad de las enzimas responsables del desarrollo de la zona de abscisión. Comercialmente, el etileno se utiliza para promover la caída de frutos como las cerezas, uvas y muchas bayas. La inducción a una caída uniforme hace que el proceso mecánico de recolección sea mucho más sencillo.

## Las plantas reaccionan ante tensiones medioambientales como la sequía

El mecanismo general por el que las plantas responden a las tensiones medioambientales implica la recepción e identificación de la señal medioambiental, la comunicación de la señal por toda la planta y la alteración de la expresión y el metabolismo genéticos para contrarrestar la tensión. Por ejemplo, en el caso de la tensión causada por una sequía, los pelos radicales son las primeras células afectadas. Cuando estas células dejan de tener el suficiente potencial hídrico para retirar el agua de las partículas de la tierra, el ritmo de transpiración disminuye y el mensaje sobre la falta de agua se transmite a todo la planta. Como resultado, aumenta la síntesis de ácido abscísico en las raíces y en las hojas, y los estomas se cierran.

Las células vegetales que sufren una sequía también acumulan una o más proteínas específicas, como las deshidrinas, que constituyen hasta un 12% del total de proteínas. La función de estas proteínas sigue sin estar clara, pero cuando se aumenta la producción mediante Ingeniería Genética al añadir genes adicionales que codifican para estas proteínas, en ocasiones el resultado son plantas con una incrementada tolerancia a la sequía.

En muchas plantas, se inicia un proceso de ajuste osmótico, en el que las células comienzan a sintetizar moléculas de soluto que aumentan la capacidad de las primeras para atraer y retener agua. Dichas moléculas, conocidas como *osmolitos*, se suelen acumular en el citoplasma, mien-

EVOLUCIÓN

### La carrera armamentística entre plantas y herbívoros

Como ya sabemos, las plantas pueden producir unos compuestos que repelen a los herbívoros y a los organismos causantes de enfermedades. Un ejemplo es *Datura wrightii*, más conocido como estramonio, berenjena del diablo o flor de la trompeta. Su nombre proviene de *dhatura*, el antiguo término hindú para planta o vegetal. El estramonio se protege a sí mismo de los insectos produciendo potentes alcaloides, como la atropina y la hioscina. Los alcaloides de *Datura* pueden utilizarse con fines medicinales para el tratamiento de enfermedades cardíacas, pero también pueden ser peligrosas drogas.

El estramonio puede además producir tricomas (pelos foliares) pegajosos o aterciopelados. Las plantas de estramonio pegajosas producen tricomas glandulares repletos de una sustancia pegajosa compuesta por azúcares y agua, que atrapa a algunos herbívoros. Las plantas de estramonio aterciopeladas producen tricomas no glandulares. En el estramonio, un único gen dominante determina si una planta tendrá tricomas pegajosos o aterciopelados.



Estramonio (*Datura wrightii*).

Las plantas de estramonio pegajosas son muy resistentes a los insectos que devoran a las aterciopeladas. No obstante, los insectos pueden producir compuestos químicos que evitan la acción de los compuestos vegetales y, de hecho, un tipo de chinche, *Tupiocoris notatus*, se ha adaptado anatómicamente a las plantas de estramonio pegajosas, y constituyen así su principal enemigo.

La producción de una solución de azúcar, que crea una superficie pegajosa sobre las hojas y repele a los predadores, tiene su coste en términos de la energía total y los recursos disponibles para el vegetal. La planta pegajosa de estramonio necesita más energía y agua para contrarrestar la evaporación de la sustancia pegajosa, reduciendo así la cantidad disponible para la producción de semillas. Con omisión del herbivorismo como factor en la reducción de la producción de semillas, las plantas de estramonio pegajosas producen un 45% menos de semillas que las velutinas en condiciones secas. Esta reducción podría estar relacionada con la cantidad de energía metabólica que las plantas pegajosas utilizan para producir tricomas glandulares. Los tricomas glandulares pegajosos representarían una adaptación excesivamente costosa, que podría reducir las posibilidades de supervivencia de las plantas pegajosas.

tras que la vacuola acumula iones cargados y solutos, que interferirían con el metabolismo en el mismo citoplasma.

## Las plantas disuaden a herbívoros y agentes patógenos

Los herbívoros y los organismos causantes de enfermedades son los destructores más peligrosos de las plantas. Alrededor del 50% de las especies de mamíferos e insectos son herbívoras. Las enfermedades provocadas por hongos, bacterias y virus destruyen alrededor del 30% de los cultivos del mundo, lo que deriva en hambre y en una pérdida económica del orden de billones de dólares. Las plantas en la naturaleza no son más inmunes. Cualquier mutación que soportara el ataque de estos predadores otorgaría a la planta una enorme ventaja evolutiva (*véase* el cuadro *Evolución* en la página anterior).

En muchas plantas, los metabolitos secundarios como los alcaloides, los compuestos fenólicos y los terpenos (*véase* el Capítulo 7) defienden al vegetal de los herbívoros y de las bacterias y hongos causantes de enfermedades. Pueden incrementar su concentración durante el verano, conforme al aumento del número de insectos. Por ejemplo, la concentración del compuesto fenólico tanino en las hojas de roble aumenta de un 0,7% del peso seco en abril, a un 5,5% del peso seco en septiembre. Con frecuencia, los metabolitos secundarios están contenidos en los tricomas, los pelos foliares que suelen ser la primera parte del vegetal con la que se topa la boca de un herbívoro. Muchos vegetales aumentan la producción de metabolitos secundarios en respuesta a un ataque, de manera que un segundo ataque sea menos probable. Claro está, se necesita energía para la producción de los metabolitos secundarios, por lo que la protección tiene un precio.

La respuesta de una planta infectada por un organismo causante de enfermedades es compleja. Por ejemplo, las plantas presentan varias respuestas inducidas, que sólo se producen como resultado de la interacción con un herbívoro o de la infección causada por un patógeno. Un ataque de herbívoros, por ejemplo de insectos, activa una ruta de resistencia inducida (RI), que produce ácido jasmónico y otros compuestos que contribuyen al esfuerzo generalizado de liberar al vegetal de herbívoros y patógenos. La ruta RI hace que la planta sea menos apetecible, además de atraer a insectos predadores que se alimentan de insectos herbívoros. Las tomateras que se tratan con ácido jasmónico, para simular la RI, atraen el doble de larvas de avispas parásitas que las plantas que no han sido tratadas. Estas larvas actúan como parásitos que matan a las larvas de una especie de mariposa que se come las hojas de los tomates.

La infección fúngica, bacteriana o vírica induce la resistencia en los vegetales a través de una segunda ruta (Figura 11.18). Las moléculas de un patógeno se unen a unas

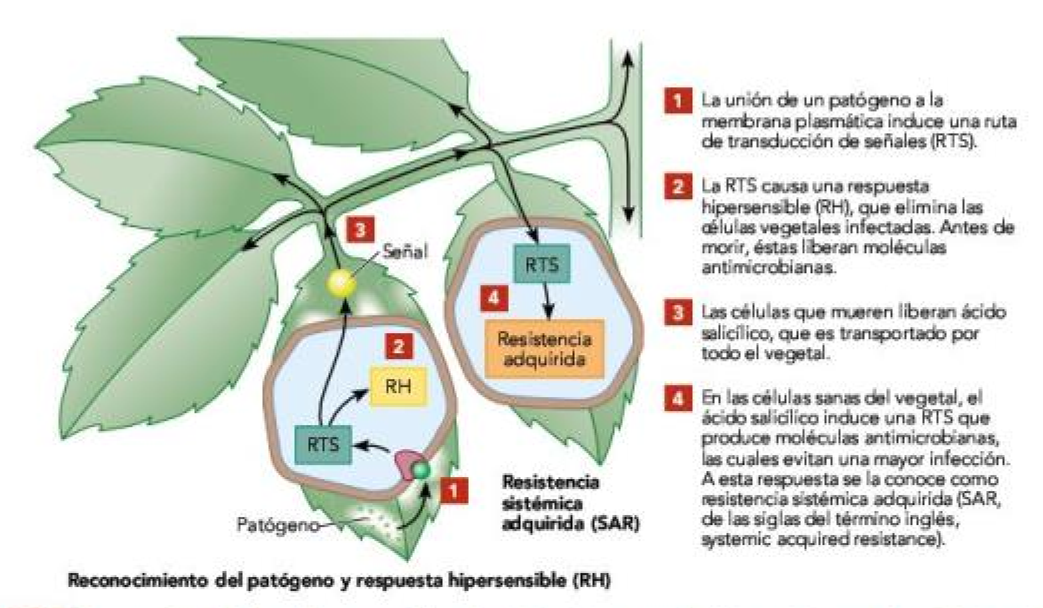



**Figura 11.18.** **Respuestas de las células vegetales a las infecciones producidas por hongos, bacterias o virus.** Como resultado de una infección inicial y la consiguiente ruta de transducción de señales, los vegetales producen una variedad de moléculas antimicrobianas.

proteínas receptoras específicas en la membrana plasmática del vegetal. Esta unión conduce a una reacción localizada denominada *respuesta hipersensible (RH)*, en la que las células vegetales sellan el área de infección y producen compuestos para destruir los patógenos o para retrasar su crecimiento y división celular. Mediante la muerte celular programada, la RH produce una lesión evidente en la hoja. Las células que mueren a causa de la infección inicial alrededor de la región de la RH liberan ácido salicílico (una forma modificada del ingrediente activo de la aspirina) y gas óxido nítrico (NO), lo que inicia una transducción de señales en muchas partes del vegetal. Esta transducción de señales acarrea una reacción muy extensa conocida como *resistencia sistémica adquirida* (*SAR*, de las siglas del término inglés, *systemic acquired resistance*), que es una resistencia general adquirida como consecuencia de la infección. Esta *SAR* da lugar a la producción de compuestos que ayudan a repeler a los patógenos.

## Repaso de la sección

1. **¿Cuál es la función de los estatolitos en el gravitropismo?**
2. **Enuncia un ejemplo de tigmotropismo.**
3. **¿Cuál es la función de la abscisión de las hojas? ¿Cómo se desarrolla dicho proceso?**
4. **Describe algunas maneras en las que las plantas responden a los herbívoros y a los patógenos.**

# RESUMEN

## Efectos de las hormonas

**Las auxinas desempeñan un papel esencial en el crecimiento celular y en la formación de nuevo tejido (págs. 269-272)**
Las auxinas fueron las primeras hormonas vegetales en descubrirse y caracterizarse. La principal auxina vegetal es el AIA, que promueve la elongación celular, la diferenciación del tejido vascular, la supresión de las yemas y la síntesis de etileno.

**Las citoquininas controlan la división y la diferenciación celulares, así como el retraso del envejecimiento (págs. 272-273)**
Las citoquininas inducen la división celular y mantienen a los vegetales en un estado de desarrollo juvenil. En los cultivos de tejidos, la proporción auxina-citoquinina determina si se producen células no diferenciadas del callo o si las células se diferencian para formar raíces o vástagos.

**Las giberelinas interactúan con las auxinas para regular el crecimiento celular y estimular la germinación de las semillas (págs. 273-274)**
Las giberelinas inician la descomposición del almidón en el endospermo de las semillas de gramíneas. También rompen la dormancia de las semillas, promueven la floración de los vegetales e incitan a la elongación celular en colaboración con la auxina.

**El ácido abscísico provoca la dormancia de las semillas y regula las respuestas del vegetal a las sequías (págs. 274-276)**
El ácido abscísico promueve el cierre de los estomas durante los períodos de escasez de agua. También fomenta la producción de proteínas de reserva en las semillas en desarrollo y aumenta entonces su concentración para impedir la germinación y mantener la dormancia de las semillas.

**El etileno permite a la planta responder a la tensión mecánica, además de controlar la maduración de los frutos y la abscisión de las hojas (págs. 276-277)**
El etileno inhibe la elongación longitudinal de los vástagos y las raíces, y promueve su aumento en anchura. Inicia la triple respuesta de los vástagos y las raíces, y desempeña un papel importante en la maduración de los frutos.

**Los brasinoesteroides son un grupo recién descubierto de hormonas vegetales, que actúan como la auxina (pág. 277)**
Los brasinoesteroides son hormonas esteroides que influyen en gran parte de los mismos sistemas de desarrollo que la auxina.

**Existen otros compuestos que también pueden actuar como fitohormonas (págs. 277-278)**
Las poliaminas y el ácido jasmónico son dos tipos de compuestos que funcionan potencialmente como fitohormonas.

## Respuestas de las plantas a la luz

**La absorción de luz azul determina el crecimiento del tallo hacia la luz y la apertura de los estomas (pág. 278-279)**
La absorción de luz azul hace que la auxina se mueva hacia el lado oscuro del tallo y de la raíz en el fototropismo, y promueve la apertura de los estomas.

**La absorción de luz roja y de luz roja lejana indican cuándo tendrán lugar la germinación de las semillas, el crecimiento del tallo y de la raíz, y la floración (pág. 279-280)**
El fitocromo es un fotorreceptor que pasa de una forma a otra por la luz roja o la luz roja lejana. El fitocromo causa la germinación de las semillas fotoblásticas.

**La fotoperiodicidad regula la floración y otras respuestas estacionales (págs. 280-283)**
La respuesta vegetal al fotoperíodo determina el ritmo de la floración. El fitocromo controla la duración de la noche durante algunas horas, pero el fitocromo en sí no es el reloj. El estímulo floral, denominado *florígeno*, pero que aún no ha sido identificado, se mueve desde las hojas a los meristemos. La giberelina estimula la floración en las plantas de día largo, mientras que el etileno promueve la floración de algunas plantas, como la piña.

**Las plantas responden a ciclos diurnos y nocturnos repetidos (págs. 283-284)**
Los ritmos circadianos se producen en un período recurrente de 24 horas y afectan al nictitropismo de las hojas, la apertura de las flores y alguna actividad enzimática. El fitocromo ayuda a las plantas a mantener los ritmos.

## Respuestas de las plantas a otros estímulos medioambientales

**La raíz y el vástago responden a la gravedad (págs. 285-286)**
Una hipótesis atribuye el gravitropismo a los estatolitos, los plastidios de almidón que se establecen en el fondo de las células. Otra hipótesis afirma que la gravedad añade presión a las proteínas de la membrana plasmática inferior. El alcance del gravitropismo depende de las respuestas simultáneas de la raíz y el vástago a otros estímulos, como la luz y la presencia de agua.

**Las plantas responden a estímulos mecánicos, como el tacto o el viento (págs. 285-286)**
En el tigmotropismo, la respuesta de crecimiento al tacto, el etileno inhibe el crecimiento cuando la planta toca un objeto físico o siente el viento. En una respuesta no relacionada, la venus atrapamoscas puede traducir un estímulo mecánico en un rápido movimiento mediante el que las hojas de la planta se doblan.

**Las plantas se preparan para afrontar condiciones medioambientales que les impiden llevar a cabo un metabolismo y un crecimiento normales (págs. 286-287)**
La dormancia de las yemas se debe a los días más cortos de finales de verano, al igual que los preparativos para la abscisión de las hojas, activados por el etileno.

**Las plantas reaccionan ante tensiones medioambientales como la sequía (págs. 288-289)**
Las plantas alteran su expresión y su metabolismo genéticos para contrarrestar el efecto de una tensión. Por ejemplo, para contrarrestar la tensión causada por una sequía, las plantas producen ácido abscísico en las hojas con el fin de estimular el cierre de los estomas.

**Las plantas disuaden a herbívoros y agentes patógenos (págs. 289-290)**
Las plantas producen metabolitos secundarios que repelen a los herbívoros y a los organismos causantes de enfermedades. Los herbívoros inducen a las plantas a producir ácido jasmónico en la ruta de resistencia inducida. Las bacterias, los hongos y los virus inducen a las plantas a producir ácido salicílico y óxido nítrico, lo que desencadena la producción de compuestos que disuaden a los patógenos.

## Cuestiones de repaso

1. Explica por qué el origen del término *hormona* («despertar») es confuso.
2. ¿De qué manera realizan las hormonas sus acciones dentro de las plantas?
3. ¿Cómo se descubrió la auxina?
4. ¿De qué modo está relacionado el origen del término *citoquininas* con su función?
5. ¿Cuáles son algunos de los efectos de las giberelinas?
6. Describe algunas maneras por las que distintas hormonas presentan efectos opuestos.
7. Describe algunas aplicaciones comerciales de las fitohormonas.
8. Explica por qué el nombre *ácido abscísico* es equívoco.
9. ¿Qué es la triple respuesta al etileno?
10. Compara los efectos de la luz roja y la luz azul.
11. ¿De qué manera afecta la luz a la dormancia de las plantas?
12. ¿En qué sentido son inapropiados los términos *planta de día largo* y *planta de día corto*?
13. ¿Qué prueba muestra que las plantas poseen un reloj biológico?
14. Describe los principales tipos de tropismos.
15. ¿Cómo se preparan las plantas para el invierno?
16. ¿Cuál es la función de los metabolitos secundarios?

## Cuestiones para reflexionar y debatir

1. ¿Por qué algunas plantas florecen en respuesta a los días cortos (noches largas), mientras que otras florecen en respuesta a los días largos (noches cortas)? ¿Qué ventaja ecológica adquieren las plantas?
2. ¿Por qué crees que las hojas miden la duración de la noche cuando el meristemo apical del vástago es el lugar práctico de formación de las flores?
3. ¿Por qué piensas que la identidad del estímulo floral sigue siendo un misterio?
4. ¿Por qué algunos árboles mantienen sus hojas durante todo el año? ¿Por qué crees que hay tantas plantas de hoja caduca? Después de todo, el crecimiento de nuevas hojas cada año precisa gran cantidad de energía.
5. ¿Por qué las plantas presentan mecanismos específicos que causan la maduración de los frutos en verano y en otoño? ¿Por qué crees que las plantas no ahorran la energía y dejan simplemente que los frutos caigan cuando llegue el invierno?
6. Dibuja un gráfico que muestre la posible respuesta de germinación de las semillas (eje *Y*) a una serie de tratamientos (eje *X*), con una alta concentración de giberelinas y ausencia de áci-

do abscísico en un extremo, y una alta concentración de ácido abscísico y ausencia de giberelinas en el extremo contrario.

## Conexión evolutiva

Explica por qué se puede ver de manera justificada la interrelación entre vegetales y herbívoros como una «carrera armamentística» evolutiva entre dos poblaciones.

## Para saber más

Darwin, Charles. *The Power of Movement by Plants.* (*El poder del movimiento en las plantas.*) New York: Da Capo Press, 1966. Este libro explica con detalle los experimentos que Darwin realizó sobre el fototropismo.

Went, Fritz W. *Phytohormones.* City: Universe Books, 1937. Este libro recoge los experimentos más clásicos de Went.

UNIDAD TRES

# Genética y expresión genética



12

# Genética



Planta del guisante (*Pisum sativum*).

## Experimentos de Mendel sobre la herencia

Es necesario disponer de unos conocimientos básicos sobre los genes y los cromosomas para comprender los experimentos de Mendel

El cruzamiento monohíbrido se produce entre individuos que poseen diferentes alelos para un gen específico

La segregación de alelos se produce durante la anafase I de la meiosis

Un retrocruzamiento muestra el genotipo de un individuo con un fenotipo dominante

El cruzamiento dihíbrido se produce entre individuos que poseen alelos diferentes para dos genes determinados

## La era post-mendeliana

Las leyes de Mendel también se aplican a cruzamientos que comportan más de dos rasgos

Algunos caracteres no dependen de un alelo dominante y uno recesivo

La localización de los genes influye en los patrones hereditarios

Los genes interactúan entre sí y con el medio

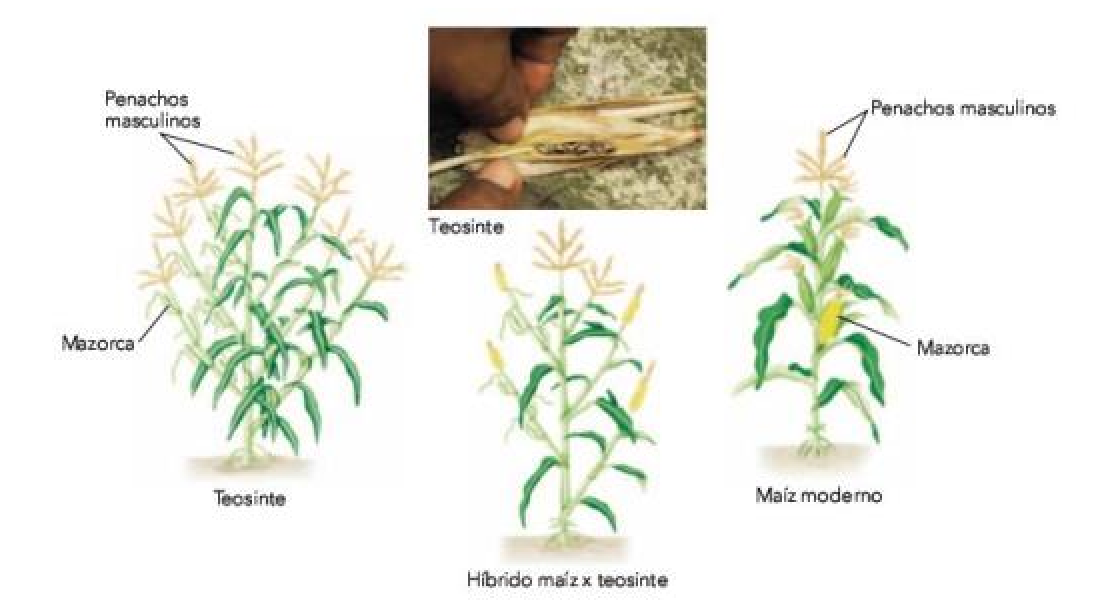
El gen mendeliano para la altura en los guisantes controla la producción de una hormona promotora del crecimiento

En todos los seres vivos, la descendencia se parece a sus progenitores en algunos aspectos, pero en otros no. Esta circunstancia nunca ha pasado desapercibida para aquellas personas que han tenido familia o que han criado animales domésticos y plantas de cultivo. Los agricultores seleccionaban las semillas de las plantas de mayor rendimiento, con frutos sabrosos, o resistentes a enfermedades, y plantaban dichas semillas para producir la siguiente generación. Sabían que esos procesos de selección darían lugar a una mejora gradual del cultivo. Por ejemplo, durante al menos 7.000 años, el ser humano ha mejorado gradualmente el maíz mediante cruzamiento selectivo. El maíz moderno (*Zea mays*) se originó como una gramínea silvestre conocida como *teosinte* (*Zea diploperennis*), que todavía crece en el sur de México. En el teosinte, el exocarpo rodea completamente cada grano, lo cual la hace difícil de comer. En el maíz, los granos aparecen expuestos. Además, los granos del teosinte son pocos y de pequeño tamaño, y no aparecen unidos a una mazorca, como en el caso del maíz moderno. Las diferencias entre teosinte y maíz son el resultado de variaciones en tan sólo cinco genes. Las dos plantas todavía pueden cruzarse entre sí, lo que permite a los científicos estudiar la herencia de sus rasgos individuales.

Allá por el siglo XIX, los científicos habían propuesto varias explicaciones de cómo las características deseables se transmiten de una generación a otra. Una explicación señalaba que cada parte de un vegetal contribuía con una diminuta réplica o partícula de sí misma a la descendencia. Entre los defensores de esta explicación estaban algunos antiguos filósofos griegos y Charles Darwin. Otra idea popular vinculaba la herencia con la mezcla de fluidos. Conforme a esta idea, cruzar un vegetal de altura con un vegetal de poca altura daba lugar a que el fluido representante de la altura se mezclara con el fluido representante de la poca altura. Hoy en día, sabemos que estas explicaciones no son correctas.

Fueron necesarias las concienzudas observaciones de un desconocido monje austriaco, Gregor Mendel (*véase* el cuadro *Las plantas y las personas* en la página siguiente), para descubrir las leyes de la herencia aplicables a todos los seres vivos. Mendel estaba bastante familiarizado con el método científico y tenía acceso a un número de variedades de guisante (*Pisum sativum*) con características visualmente distintivas. Sabía que, de manera general, la descendencia suele parecerse a los padres y abuelos. Mendel observó que, al cruzar distintas variedades de plantas del guisante, se producía descendencia con ciertas características dentro de unas proporciones predecibles. Sus conocimientos de Horticultura aplicada y su aprecio por la utilidad de las Matemáticas en la ciencia le proporcionaron una formación única, que dio pie a sus descubrimientos.

Mendel, al descubrir que los vegetales contienen algún tipo de unidades de acción independientes, que transportan la información hereditaria, acuñó el término *elemente* para lo que hoy denominamos *genes*. Sólo en la última mitad del siglo pasado, los científicos que investigan la bioquímica de los genes y de la expresión genética han demostrado qué es exactamente lo que causa las diferentes características vegetales que Mendel estudió.



LAS PLANTAS Y LAS PERSONAS

## Breve biografía de Gregor Mendel

Gregor Johann Mendel nació en 1822 en el pueblo de Hyneiee, que entonces pertenecía a Austria, pero que hoy en día es parte de la República Checa. De pequeño, estudió en la escuela local tanto las asignaturas académicas como otras relacionadas con la Agricultura, además de aprender acerca de los aspectos prácticos de la reproducción vegetal al ayudar a su padre a realizar injertos de árboles frutales en el huerto familiar. Pese a que Mendel carecía tanto de los medios económicos como de una buena salud para asistir al instituto de Enseñanza Secundaria, superó estos obstáculos y, en 1840, se graduó en el Instituto Filosófico Olmutz (equivalente a un instituto de Enseñanza Secundaria). En 1843, continuó su educación en el Monasterio de Agustinos Santo Tomás, en Brünn (hoy, Brno). Después de ser ordenado sacerdote en 1847, Mendel trabajó durante un tiempo como profesor, pero en 1850 perdió este puesto al suspender el examen de cualificación estatal para ser profesor de Ciencias Naturales. Su suspenso se debió a la insuficiencia de sus respuestas en los apartados de Historia Natural y Física.

Lejos de darse por vencido, entre 1851 y 1853, Mendel asistió a la Universidad de Viena. Allí se sintió interesado por las variaciones en las plantas y por el poder del método científico. Recibió una extensa formación en el uso de las Matemáticas para la demostración de hipótesis científicas.

Al terminar la universidad, Mendel volvió al Monasterio y, mientras estuvo allí, trabajó también como profesor en la Escuela Técnica de Brünn. Los monjes habían practicado la agricultura durante muchos años y habían trabajado dilatadamente con los guisantes. En consecuencia, no es de extrañar que Mendel se fijara en estos vegetales y, haciendo uso de sus estudios universitarios, comenzara la investigación que por ende le hizo famoso. Mendel llevó a cabo sus experimentos entre 1856 y 1863, en el jardín del monasterio, que medía 7 metros de ancho por 35 metros de largo.

Mendel presentó los resultados de su investigación en una conferencia pública, en 1865, y escribió un artículo sobre sus descubrimientos titulado «Experimentos en híbridos de plantas». Intentó publicar su ensayo en Alemania, el centro científico de Europa, pero sus resultados no impresionaron al sistema científico, que rechazó el documento con disciplentes comentarios. Finalmente, Mendel consiguió publicar en 1866 su ensayo en un desconocido boletín local, las *Actas de la Sociedad para el estudio de la Ciencias Naturales de Brünn*. Sólo se envió a 120 bibliotecas. Mendel aceptó entonces el puesto administrativo de Abad del Monasterio, lo que puso fin a su carrera científica. Murió en 1884 a la edad de 61 años.

Poco antes de su muerte, Mendel comentó acerca de su desconocimiento por parte del mundo científico: «Mi labor científica me ha proporcionado una enorme satisfacción y estoy convencido de que ésta será reconocida en breve por todo el mundo». Sus palabras fueron proféticas: en 1900 sus resultados fueron redescubiertos independientemente por tres investigadores de la Genética Vegetal, el holandés Hugh de Vries, el alemán Carl Correns, y el austriaco Eric von Tschermak. Con su reconocimiento, Mendel logró el crédito que justamente merecía.



Gregor Mendel.

En este capítulo, examinaremos los principios de la herencia revelados por Mendel en sus experimentos y relacionaremos estos principios con los acontecimientos que tienen lugar durante la meiosis. Estudiaremos entonces varios aspectos de la herencia que van más allá de las observaciones de Mendel.

# Experimentos de Mendel sobre la herencia

Mendel sólo pudo especular acerca de los portadores de la herencia. Aunque nunca vio un cromosoma, dedujo que debía existir algo similar a estos cuerpos. Gracias a la microscopía se supo y se demostró que los cromosomas son los portadores específicos de la información genética y demostró que los resultados de los experimentos genéticos están estrechamente ligados a la mecánica de la meiosis. Durante la meiosis, el movimiento de los genes hacia las células hijas retrata las leyes de la herencia de Mendel.

## Es necesario disponer de unos conocimientos básicos sobre los genes y los cromosomas para comprender los experimentos de Mendel

Como sabemos de anteriores capítulos, los cromosomas contienen información genética que los genes codifican. Aunque en ocasiones se representan como abalorios en un hilo cromosómico, los genes en realidad consisten de una serie de nucleótidos en las hebras de la doble hélice de ADN. Una eucariota típica, como la planta del guisante, posee entre 25.000 y 50.000 genes esparcidos en un número variable de cromosomas, dependiendo de la especie. Los guisantes poseen 14 cromosomas, 7 proporcionados por la célula espermática del progenitor masculino y 7 proporcionados por la ovocélula del progenitor femenino. De este modo, una planta del guisante adulta es diploide, y cada gen se representa dos veces en toda célula somática (no sexual). Esto quiere decir que, por término medio, cada cromosoma de guisante contiene entre 3.600 y 7.200 genes ($2 \times 25.000/14$ y $2 \times 50.000/14$).

Los genes transportan la información acerca de las características de un organismo, como el color de las semillas y la altura del vegetal. Estas características son referidas como **caracteres**. Cada carácter puede aparecer de dos o más formas, denominadas **rasgos**. Por ejemplo, en los guisantes, el carácter del color de las semillas puede aparecer como el rasgo de semillas verdes o semillas amarillas, mientras que el carácter de la altura del vegetal puede aparecer como el rasgo de menor o mayor altura. Las formas variantes de un gen, conocidas como **alelos**, codifican para cada rasgo. Algunos genes, como los que controlan el color de las flores en determinados vegetales, poseen varios alelos. No obstante, no puede haber más de dos alelos para un gen en una célula diploide. Un alelo procede de cada progenitor, y los alelos pueden ser iguales o diferentes, dependiendo de la composición genética de los padres.

## El cruzamiento monohíbrido se produce entre individuos que poseen diferentes alelos para un gen específico

Mendel trabajó con variedades de guisantes de huerta que poseían dos rasgos diferentes para cada uno de siete caracteres. Cada variedad era una línea pura, lo que quiere decir que, al cruzar dos plantas con el mismo rasgo, toda la descendencia poseía ese rasgo. En su primer experimento, Mendel cruzó guisantes que poseían diferentes rasgos para un carácter. Por ejemplo, cruzó plantas de flores moradas con plantas de flores blancas. Mendel cruzó entonces la descendencia resultante entre sí. Los hijos obtenidos fueron híbridos de sus progenitores, por lo que a este segundo cruzamiento se le dice **cruzamiento monohíbrido**. De manera más significativa, contó el número de descendientes que mostraban cada rasgo después de un cruzamiento.

La Figura 12.1 ilustra el procedimiento utilizado por Mendel para cruzar las plantas del guisante con flores moradas y con flores blancas. En primer lugar, **1** Mendel retiró los estambres de las flores de una planta con flores moradas, impidiendo así que la planta se autopolinizara. En segundo lugar, **2** recogió polen de los estambres de una planta con flores blancas y lo extendió por los carpelos de las flores moradas. Esto permitió que la célula espermática producida por la planta con flores blancas fecundara las ovocélulas de la planta con flores moradas. **3** Seguidamente, Mendel dejó que los frutos (las vainas de guisantes) se desarrollaran. Los guisantes híbridos que recolectó de estas vainas eran la descendencia de cada cruzamiento. Se refirió a las plantas cruzadas como la *generación parental*, y a la descendencia, como la **primera generación filial** ($F_1$). El adjetivo filial procede de la palabra latina *filius*, que significa «hijo». Finalmente, **4** Mendel plantó los guisantes híbridos y todos ellos produjeron plantas con flores moradas. No se dio ninguna planta con flores blancas. Aunque no se muestra en la Figura 12.1, Mendel también llevó a cabo el cruzamiento recíproco, esparciendo polen de los estambres de las flores moradas en los carpelos de las flores blancas. El resultado fue el mismo: todas las plantas $F_1$ poseían flores moradas.

Por último, Mendel permitió que las plantas $F_1$ se cruzaran entre sí. Puesto que los guisantes presentan autopolinización, bastaba con dejar las plantas solas. Llamó a la descendencia de este cruzamiento **segunda generación fi-**

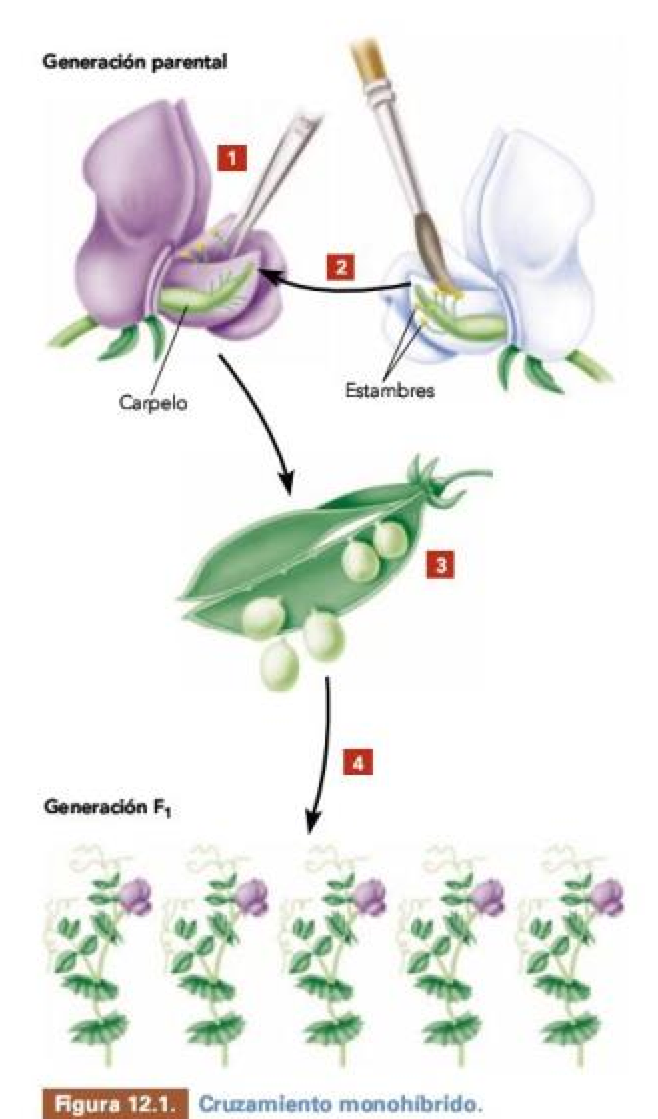



**Figura 12.1.** Cruzamiento monohíbrido.

Mendel cruzó variedades de líneas puras que poseían dos rasgos diferentes para un carácter; en este ejemplo, flores moradas y flores blancas. Mendel utilizó el mismo procedimiento para estudiar la herencia de otros seis caracteres.

**lial ($F_2$)**. Cuando plantó los guisantes $F_2$, descubrió que el 75% de las plantas resultantes presentaban flores moradas y el 25% presentaban flores blancas. Mendel interpretó estos resultados argumentando que el rasgo flor blanca estaba presente en las plantas $F_1$, pero que de alguna manera el rasgo visible flor morada lo ocultaba. Llamó al rasgo visible **dominante** y al oculto lo llamó **recesivo**. El cruzamiento de las plantas $F_1$ permitió que el rasgo recesivo reapareciera en la generación $F_2$.

Hoy en día sabemos que los rasgos dominantes y recesivos los controlan dos alelos de un gen específico. El alelo que controla el rasgo dominante se representa con una letra mayúscula, y el alelo que controla el rasgo recesivo se representa con la misma letra en minúscula. Así, para el color de las flores, *M* representa el alelo dominante (flor morada), y *m* el alelo recesivo (flor blanca). Puesto que cada célula en una planta del guisante posee dos alelos para cada gen, las células podrían tener bien dos alelos *M*, dos alelos *m*, o uno de cada. Una planta que posee dos copias del mismo alelo para un gen (ya sea *MM* o *mm* en el caso del color de las flores) se dice que es **homozigótica** para ese alelo, mientras que una planta que posee dos alelos diferentes (*Mm*) es **heterozigótica**. Un individuo homocigótico es un *homozigoto*, y un individuo heterozigótico es un *heterozigoto*.

La combinación de alelos que posee un vegetal (como puede ser *MM*, *mm* o *Mm*) se conoce como **genotipo**. En contrapartida, la apariencia física del vegetal (en este caso, flores moradas o blancas) se denomina **fenotipo**. Basta con un alelo dominante para hacer que el vegetal muestre el fenotipo dominante, pero son necesarios dos alelos recesivos para que se revele el fenotipo recesivo. En consecuencia, las plantas que poseen genotipo *MM* o *Mm* producirán flores moradas, pero sólo las plantas *mm* producirán flores blancas.

Los resultados de cada cruzamiento del primer experimento de Mendel pueden representarse utilizando un tablero de Punnett (Figura 12.2). Este sistema visual fue inventado en 1905 por el genetista británico Reginald Crundall Punnett. Los gametos producidos por cada progenitor aparecen en dos laterales del tablero. Los cuadros rellenados representan las posibles combinaciones de alelos que pueden darse como resultado de la fertilización. En el primer cruzamiento, ambas plantas padres eran homocigóticos. El genotipo del progenitor de flores moradas era *MM*, por lo que todos sus gametos portaban el alelo *M*. El genotipo del progenitor de flores blancas era *mm*, por lo que todos sus gametos portaban el alelo *m*. Como resultado, toda la descendencia de la generación $F_1$ recibió un alelo *M* de un padre y un alelo *m* del otro padre, siendo así heterozigótica.

Como las plantas $F_1$ poseen ambos alelos, la mitad de sus gametos portaba un alelo y la otra mitad portaba el otro. En consecuencia, cuando las plantas $F_1$ fueron dispuestas para el segundo cruzamiento, el 25% de la descendencia (generación $F_2$) recibió dos alelos *M*, el 50% recibió un alelo *M* de un progenitor y otro alelo *m* del otro progenitor, y el 25% recibió dos alelos *m* (Figura 12.2). En

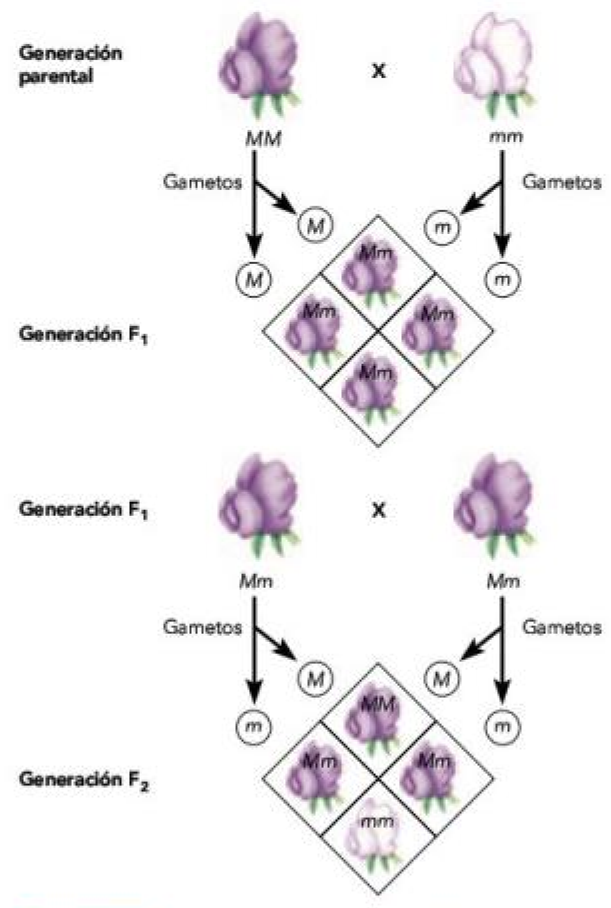



**Figura 12.2.** Ley de la segregación de Mendel.

Puede emplearse un tablero de Punnett para mostrar lo que Mendel descubrió en cada cruzamiento realizado en su primer experimento. Se escriben los alelos de los gametos producidos por cada progenitor en los laterales del tablero. A continuación se rellena cada cuadro con los alelos correspondientes a la fila y columna de ese cuadro. Los pares de alelos en los cuadros representan los posibles genotipos de la descendencia. En un cruzamiento entre dos progenitores de línea pura (*MM* y *mm*), toda la descendencia $F_1$ posee genotipo *Mm* y produce flores moradas. Cuando se cruzan dos plantas $F_1$, la descendencia $F_2$ se produce en una proporción genotípica de 1 *MM*: 2 *Mm*: 1 *mm*, y en una proporción fenotípica de 3 flores moradas: 1 flor blanca.

otras palabras, la proporción de genotipos *MM*, *Mm* y *mm* en la generación $F_2$ fue de 1:2:1. Puesto que las plantas con genotipo *MM* o *Mm* produjeron flores moradas, el 75% de la descendencia $F_2$ poseía el fenotipo dominante, mientras que el 25% poseía el fenotipo recesivo. Por tanto, la proporción de fenotipos dominantes y recesivos en la generación $F_2$ fue de 3:1.

Mendel obtuvo resultados similares en otros cruzamientos que estudiaban los siete caracteres que investigaba. Basándose en estos resultados, formuló la primera de sus leyes de la herencia, la **ley de la segregación** (separación o disyunción). En términos modernos, el principio de la segregación establece que los alelos se separan durante la meiosis y luego se unen aleatoriamente durante la fertilización. Como la fecundación es aleatoria, en un cruzamiento entre dos heterozigotos, una ovocélula presenta las mismas posibilidades de ser fecundado por una célula espermática portadora de un alelo dominante o recesivo. En este sentido, cruzar dos heterozigotos es como tirar dos monedas al mismo tiempo. Las leyes de la probabilidad afectan a cada moneda por separado, por lo que cada una presenta las mismas posibilidades de caer cara o cruz hacia arriba. Lo que le sucede a una moneda no influye en lo que le sucede a la otra.

## La segregación de alelos se produce durante la anafase I de la meiosis

Una clave para comprender la segregación de alelos es recordar lo que les sucede a los cromosomas homólogos durante la meiosis I. Como estudiamos en el Capítulo 6, los cromosomas homólogos se emparejan para formar tétradas durante la profase I de la meiosis. De este modo, se forman siete tétradas en las células reproductoras de una planta del guisante. Los dos cromosomas homólogos de cada tétrada contienen los mismos genes, aunque los alelos para cada uno de estos genes pueden ser diferentes. Los genes en los cromosomas de una tétrada son distintos a los de las otras tétradas.

Durante la anafase I de la meiosis, los alelos comienzan sus viajes por separado para terminar en diferentes gametos. La Figura 12.3 ilustra este proceso en una planta del guisante heterozigótica para el gen que determina el color de las flores. Cuando las células reproductoras de esta planta experimentan meiosis, se producen dos tipos de gametos: una mitad poseerá el alelo *M*, mientras que la otra mitad poseerá el alelo *m*. Este proceso es la base biológica de la segregación.

## Un retrocruzamiento muestra el genotipo de un individuo con un fenotipo dominante

Supongamos que tenemos una planta del guisante que exhibe el fenotipo dominante para algún carácter. Por ejemplo, el carácter de la forma de las semillas posee un fenotipo dominante (semillas lisas) y un fenotipo recesivo (semillas rugosas). Una planta que produce semillas lisas

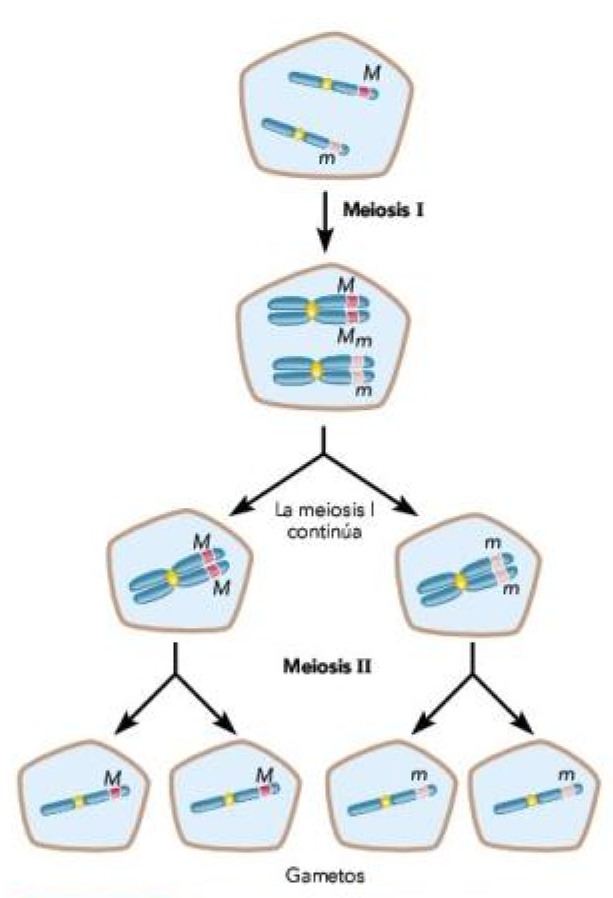



**Figura 12.3.** Segregación de alelos durante la meiosis.

En esta célula reproductora diploide de una planta del guisante se muestra un par de cromosomas homólogos (para mayor simplicidad, no se muestran los otros seis pares de cromosomas homólogos). Uno de los cromosomas posee el alelo *M* para las flores moradas, y el otro cromosoma posee el alelo *m* para las flores blancas. La segregación de alelos se produce durante la meiosis I, al moverse el cromosoma que posee el alelo *M* hacia un polo de la célula, mientras el cromosoma que posee el alelo *m* se mueve hacia el polo opuesto. Como resultado, estos cromosomas terminan en diferentes células al final de la meiosis I. Estas células forman cuatro gametos haploides durante la meiosis II, dos gametos con cada alelo.

podría ser homozigótico (*LL*) para el alelo dominante o heterozigótico (*Ll*). No podríamos deducir el genotipo del vegetal sólo con observarlo u observar sus semillas. Con todo, podemos determinar el genotipo de una planta que posee un fenotipo dominante realizando un **retrocruzamiento**. En un retrocruzamiento, una planta cuyo genotipo se desconoce se cruza con una planta que exhibe el fenotipo recesivo para el carácter en cuestión, en este caso, las semillas rugosas. Puesto que se necesitan dos alelos recesivos para que el fenotipo recesivo se revele, un vegetal que produce semillas rugosas ha de ser homocigótico (*ll*). Como muestra la Figura 12.4, hay dos posibles resultados en un retrocruzamiento, dependiendo del genotipo del vegetal progenitor con fenotipo dominante. Si dicha planta es homozigótica, entonces toda la descendencia poseerá el fenotipo dominante. Por otro lado, si el vegetal progenitor con fenotipo dominante es heterozigótico, entonces la mitad de la descendencia poseerá el fenotipo dominante, y la otra mitad poseerá el fenotipo recesivo.

## El cruzamiento dihíbrido se produce entre individuos que poseen alelos diferentes para dos genes determinados

Después de haber realizado numerosos cruzamientos monohíbridos en los que tuvo en cuenta *un* solo carácter, Mendel comenzó a cruzar vegetales de línea pura que diferían en *dos* caracteres. Por ejemplo, en uno de estos cruzamientos, cruzó una planta que producía semillas lisas y amarillas (dos fenotipos dominantes) con una planta que producía semillas rugosas y verdes (dos fenotipos recesivos). Dado que los vegetales eran de línea pura, sabemos que sus genotipos eran *LLAA* y *llaa*, respectivamente. Todas las plantas $F_1$ poseían el fenotipo dominante para ambos caracteres: producían semillas lisas y amarillas (Figura 12.5). Las plantas $F_1$ recibieron dos alelos dominantes (*L* y *A*) de un progenitor y dos alelos recesivos (*l* y *a*) del otro progenitor, por lo que presentaban genotipo *LlAa*. Como las plantas $F_1$ son heterozigóticas para dos caracteres, son referidas como *di*híbridas.

Cuando Mendel dispuso las plantas $F_1$ para cruzarse entre sí mediante **cruzamiento dihíbrido**, obtuvo una generación $F_2$ que consistía en plantas con cuatro fenotipos en una proporción de 9 lisas, amarillas: 3 rugosas, amarillas: 3 lisas, verdes: 1 rugosa, verde (Figura 12.5). Se debe tener en cuenta que un tablero de Punnett para un cruzamiento dihíbrido es una matriz 4 × 4. Como en un cruzamiento monohíbrido, los gametos producidos por cada progenitor aparecen en los laterales del tablero de Punnett, y los cuadros se rellenan con los genotipos de los individuos $F_2$ producidos.

Para comprender cómo surge una proporción 9:3:3:1 en un cruzamiento dihíbrido, debemos concebir este cruzamiento como dos cruzamientos monohíbridos independientes realizados a un tiempo. Recordemos que el cruzamiento monohíbrido resulta en una generación $F_2$ con una proporción 3:1 de fenotipos recesivos y dominantes. Al multiplicar (3:1) × (3:1), podemos predecir la proporción fe-

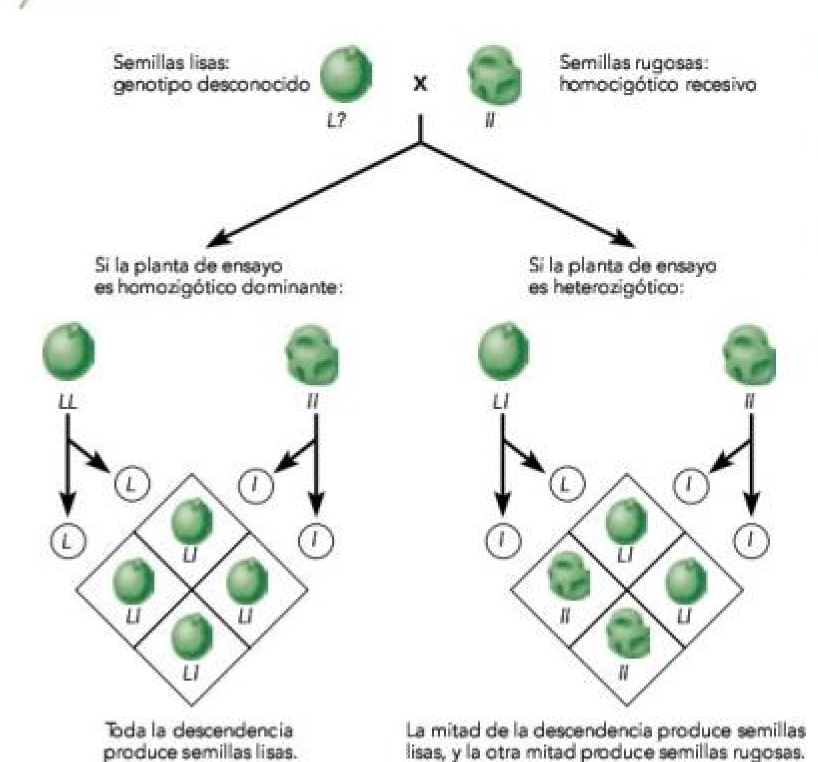



**Figura 12.4.** **Retrocruzamiento.**

Para descubrir el genotipo de una planta que posee un fenotipo dominante, como las semillas lisas, la planta se cruza con otra que posee el fenotipo recesivo (semillas rugosas). Si toda la descendencia presenta el fenotipo dominante, el progenitor con el genotipo desconocido ha de ser homozigótico para el alelo dominante. Si los fenotipos dominantes y recesivos se producen en una proporción 1:1 en la descendencia, el progenitor con el genotipo desconocido ha de ser heterozigótico.

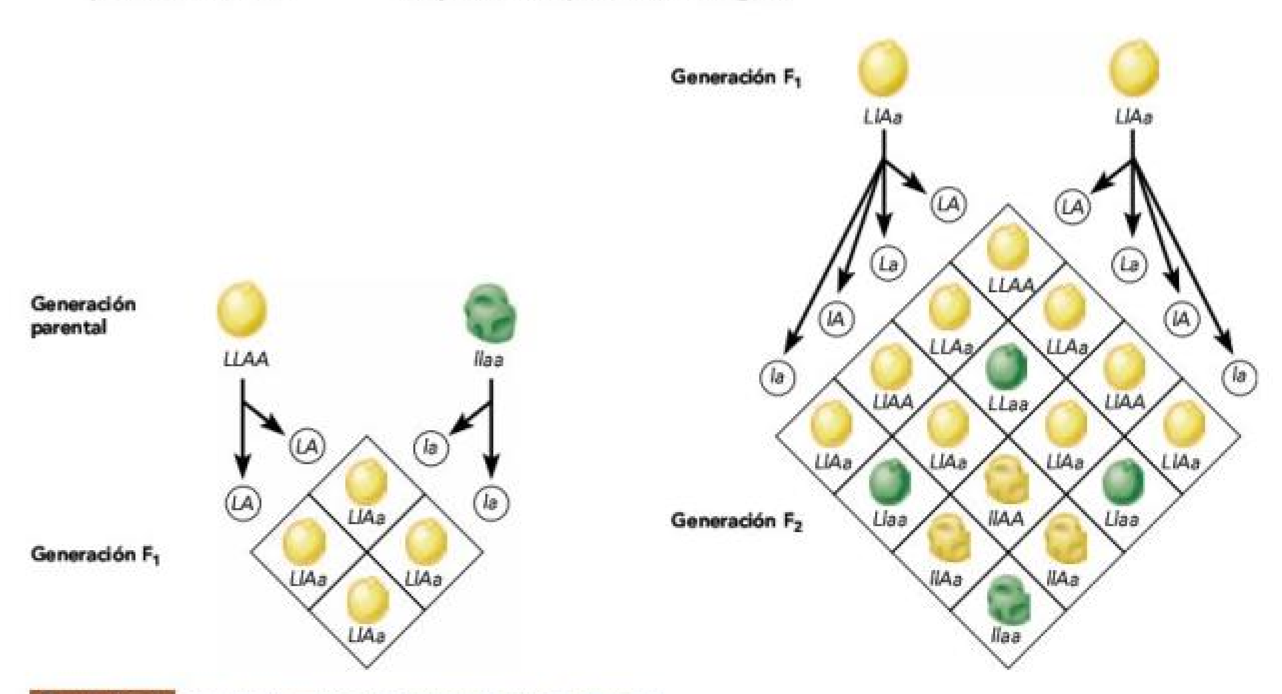



**Figura 12.5.** **Ley de transmisión independiente de Mendel.**

Cuando una planta de línea pura que posee semillas lisas y amarillas (*LLAA*) se cruza con una planta de línea pura que posee semillas rugosas y verdes (*llaa*), todas las plantas $F_1$ poseen semillas lisas y amarillas, y son heterozigóticas (*LlAa*). Las plantas $F_1$ producen cuatro tipos de gametos (*LA*, *lA*, *La* y *la*). Al cruzar dos plantas $F_1$, la generación $F_2$ exhibe una proporción fenotípica de 9 lisas, amarillas: 3 rugosas, amarillas: 3 lisas, verdes: 1 rugosa, verde.

notípica en la generación $F_2$ de un cruzamiento dihíbrido. Para hacerlo, debemos multiplicar el primer 3 por el segundo 3, el primer 3 por el segundo 1, el primer 1 por el segundo 3 y el primer 1 por el segundo 1. El resultado es 9:3:3:1.

Mendel realizó varios cruzamientos dihíbridos con combinaciones de caracteres diferentes en forma de pares, y los resultados fueron similares. Los resultados de estos cruzamientos conformaron la base de la segunda ley de la herencia de Mendel, la **ley de transmisión independiente**. Esta ley simplemente establece que cada par de alelos se segrega independientemente durante la meiosis. Por este motivo, la ley de transmisión independiente también podría denominarse *ley de segregación independiente*.

La transmisión independiente de alelos se produce porque la segregación de cromosomas homólogos en una tétrada no afecta a la segregación de cromosomas homólogos en cualquier otra tétrada. Tomemos como ejemplo las plantas del guisante $F_1$ del cruzamiento dihíbrido descrito anteriormente. Estas plantas son heterozigóticas para el gen de la forma de las semillas y para el gen del color de las semillas, que se encuentran en dos cromosomas diferentes (Figura 12.6). Durante la meiosis, un cromosoma

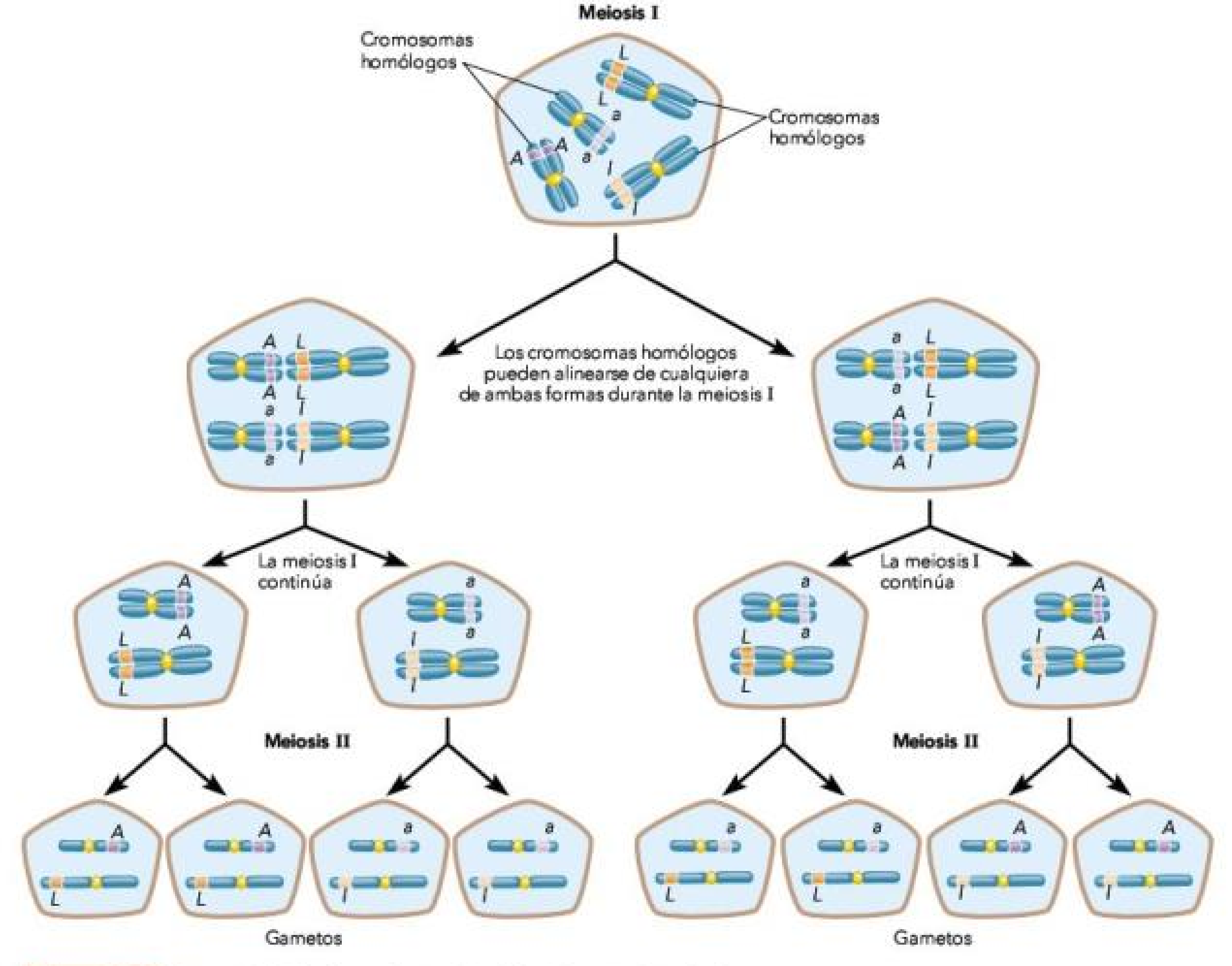



**Figura 12.6.** **Transmisión independiente de alelos durante la meiosis.**
En esta célula reproductora diploide de una planta del guisante, se muestran dos pares de cromosomas homólogos. Un par posee los alelos de la forma de las semillas *L* y *l*, mientras que el otro par posee los alelos del color de las semillas *A* y *a*. La transmisión independiente de alelos se produce durante la meiosis I, a medida que los cromosomas de cada tétrada se mueven hacia los polos de la célula. Un cromosoma que porta cualquiera de los dos alelos de la forma de las semillas puede moverse hacia el mismo polo que el cromosoma portador de cualquiera de los dos alelos del color de las semillas. En consecuencia, resultan cuatro tipos de gametos: *LA*, *La*, *lA* y *la*.

LAS PLANTAS Y LAS PERSONAS

## Genética pre-mendeliana

Un gran número de investigadores previos a Mendel ya se preguntaban acerca de la herencia, y la investigaron tanto en animales como en vegetales. En la década de 1760, Josef Kölreuter descubrió que híbridos del tabaco presentaban el fenotipo de un único progenitor o un fenotipo intermedio entre ambos progenitores. Kölreuter también se percató de que los fenotipos podían estar ausentes en una generación y reaparecer en las siguientes. En la década de 1790, un inglés de nombre T. A. Knight cruzó una planta del guisante de flores moradas con una de flores blancas. Al igual que Mendel, observó que toda la descendencia presentaba flores moradas, así como que las flores blancas reaparecían en las generaciones siguientes.

Desafortunadamente, Knight no cuantificó sus resultados y se limitó a constatar simplemente que las flores moradas presentaban una «tendencia más fuerte» a reaparecer que las flores blancas. A principios del siglo XIX, el alemán Karl Friedrich von Gärtner observó rasgos dominantes y recesivos tanto en el guisante de huerta como en otros vegetales. Von Gärtner llevó a cabo miles de cruzamientos y estableció que el polen transmite los rasgos al vegetal femenino.

En su artículo de 1866, Mendel citó la labor de éstos y otros investigadores, afirmando que habían trabajado con «inagotable perseverancia». Dijo, además, que «hasta ahora, no se ha formulado con éxito ninguna ley de aplicación general referida a la formación y desarrollo de híbridos.

(…) Aquellos que supervisan la labor realizada en este departamento llegarán al convencimiento de que, entre los numerosos experimentos realizados, ni tan siquiera uno ha sido llevado a cabo hasta tal punto y de tal manera que hiciera posible determinar el número de formas diferentes que la descendencia de los híbridos adopta, o que organizara a ciencia cierta estas formas en generaciones separadas, o que estableciera categóricamente sus relaciones estadísticas». En otras palabras, con anterioridad a Mendel, nadie había recogido y analizado datos cuantitativos sobre los resultados de los cruzamientos genéticos.

que contiene el alelo *L* o el alelo *l* podría terminar en un gameto con un cromosoma que contiene el alelo *A* o el alelo *a*. Por lo tanto, la meiosis produce cuatro tipos de gametos: una cuarta parte poseerá los alelos *L* y *A*, otra cuarta parte poseerá los alelos *L* y *a*, otra poseerá los alelos *l* y *A*, y una última poseerá los alelos *l* y *a*. No obstante, debemos tener en cuenta que mientras el vegetal produce cuatro tipos de gametos, cualquier célula reproductora puede producir sólo dos tipos de gametos cuando experimenta meiosis.

Las leyes de segregación y de transmisión independiente de Mendel explican las sencillas reglas por las que los rasgos se transmiten de una generación a la siguiente. La contribución de Mendel a la ciencia genética fue enorme, pero éste no desarrolló sus leyes en medio de un vacío intelectual. De hecho, científicos previos a Mendel habían cruzado vegetales que diferían en varios rasgos y habían observado resultados similares (*véase* el cuadro *Las plantas y las personas* en esta misma página). Con todo, a diferencia de estos científicos anteriores, Mendel cuantificó los números de descendientes que presentaban diferentes rasgos. Estos números le proporcionaron el entendimiento necesario para su descubrimiento de las leyes de la herencia.

### Repaso de la sección

1. **¿Cuántos genes diferentes hay en un eucariota típico, como el guisante o el ser humano?**
2. **¿Cómo obtuvo Mendel una proporción fenotípica 3:1 en la generación $F_2$ de sus cruzamientos monohíbridos?**
3. **¿Cuándo se produce la segregación de alelos en la meiosis?**
4. **Explica la diferencia entre un cruzamiento monohíbrido y un cruzamiento dihíbrido.**

## La era post-mendeliana

En los 150 años transcurridos desde que Mendel comenzara sus experimentos con los guisantes de huerta, los biólogos han investigado la herencia de multitud de genes en numerosos organismos. De manera general, los científicos han optado por organismos con ciclos vitales más cortos que los guisantes, incluida la mosca de la fruta o del vinagre, *Drosophila melanogaster*, y, más recientemente, una pequeña planta con flores, *Arabidopsis thaliana* (*véase* el cuadro *El fascinante mundo de las plantas* en la página siguiente).

EL FASCINANTE MUNDO DE LAS PLANTAS

## Una mala hierba con un gran potencial

En los últimos años, *Arabidopsis thaliana*, una mala hierba de la familia de la mostaza (*Brassicaceae*), se ha convertido en una planta muy habitual en los experimentos genéticos. *Arabidopsis* presenta varias características que la convierten en la favorita de los científicos interesados en la genética, crecimiento y desarrollo vegetales.

En primer lugar, se trata de una planta pequeña, de apenas unos centímetros de altura, y además es resistente, por lo que los botánicos pueden cultivar un gran número dentro de laboratorios. En segundo lugar, *Arabidopsis* tarda en completar su ciclo vital entero sólo entre cuatro y seis semanas, y cada ejemplar puede producir más de 10.000 semillas. En tercer lugar, al igual que el guisante de huerta, *Arabidopsis* presenta autopolinización, lo que simplifica los cruzamientos $F_1$. Por último, *Arabidopsis* sólo posee cinco pares de cromosomas y 26.000 genes, un número relativamente pequeño de genes para un eucariota y menor que el de cualquier otra planta con flores cuyos genes hayan sido identificados y contados. Los biólogos moleculares determinaron la secuencia de nucleótidos de todos los cromosomas del vegetal en el año 2000. La cantidad relativamente pequeña de material genético de *Arabidopsis* facilita establecer la identidad, localización y mecanismo de acción de genes específicos.



Oreja de ratón (*Arabidopsis thaliana*).

Mientras que los guisantes tardan más de dos meses para completar un ciclo vital, la mosca de la fruta tarda dos semanas, y *Arabidopsis* tarda seis o menos semanas. Las investigaciones llevadas a cabo desde que la primera y la segunda ley de Mendel vieron la luz han demostrado que estas leyes explican los mecanismos hereditarios para la gran mayoría de los rasgos eucarióticos. Sin embargo, algunos patrones hereditarios son más complejos que los que Mendel estudió. A continuación, investigaremos esos patrones. Luego, trataremos brevemente la base molecular de uno de los caracteres que estudió Mendel: la altura de los vegetales.

## Las leyes de Mendel también se aplican a cruzamientos que comportan más de dos rasgos

Mendel no hizo referencia al cruzamiento trihíbrido, que se produce entre vegetales que difieren en tres caracteres, aunque dicho cruzamiento es fácilmente analizable empleando sus métodos. Tomemos como ejemplo el cruzamiento de una planta de línea pura de cierta altura y con semillas lisas y amarillas (*LLHHAA*), con una planta de poca altura y con semillas rugosas y verdes (*llhhaa*). Las plantas $F_1$ (*LlHhAa*) serán heterozigóticas y fenotípicamente dominantes para los tres caracteres. Una de estas plantas $F_1$ puede producir ocho tipos diferentes de gametos.

El cruzamiento de dos plantas $F_1$ producirá una generación $F_2$ con una proporción fenotípica bastante compleja, 27:9:9:9:3:3:3:1. El «27» de esta proporción representa las plantas que poseen los tres rasgos dominantes, cada «9» representa las plantas que poseen dos rasgos dominantes y uno recesivo, cada «3» representa las plantas que poseen un rasgo dominante y dos recesivos, y el «1» representa las plantas que poseen los tres rasgos recesivos. Podemos verificar esta proporción dibujando un tablero de Punnett de 8 x 8 o multiplicando (3:1) × (3:1) × (3:1).

## Algunos caracteres no dependen de un alelo dominante y uno recesivo

Si Mendel hubiera llevado a cabo sus experimentos con bocas de dragón (*Antirrhinum majus*) en lugar de con guisantes, habría tenido muchas más dificultades a la hora de

descubrir las reglas que rigen la herencia. Cuando una variedad de línea pura de boca de dragón con flores rojas se cruza con una variedad de línea pura con flores blancas, la descendencia $F_1$ no posee flores rojas ni blancas, sino rosadas! Si las plantas $F_1$ se cruzan entonces entre sí, producen una generación $F_2$ con una proporción fenotípica de 1 roja: 2 rosadas: 1 blanca (Figura 12.7).

Para explicar estos resultados, necesitamos comprender cómo se determina el color de las flores en las bocas de

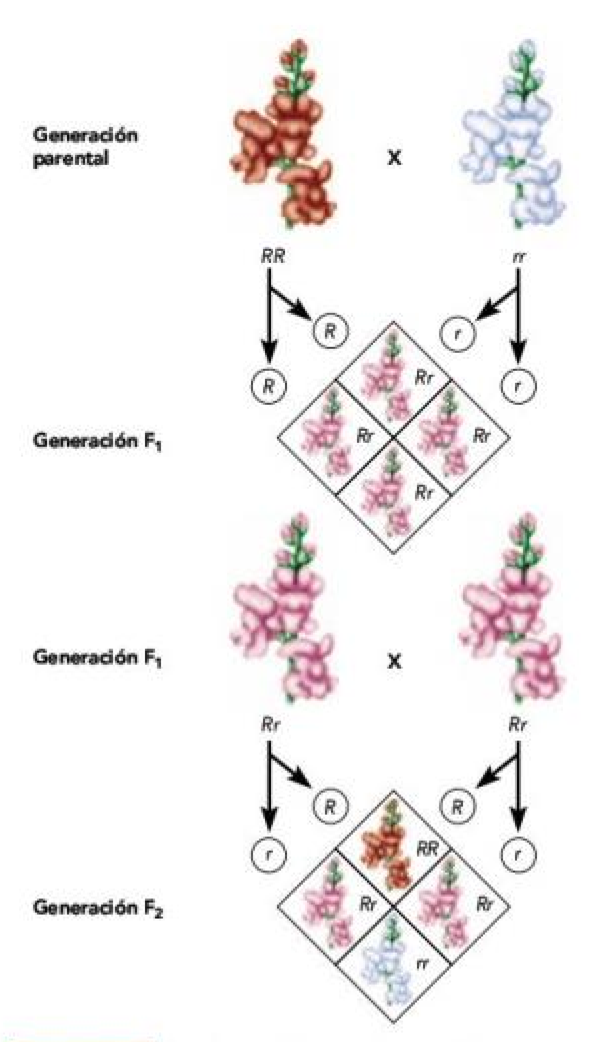



**Figura 12.7.** **Dominancia incompleta en la boca de dragón.**

Si se cruza una boca de dragón de línea pura que posea flores rojas con una boca de dragón de línea pura que posea flores blancas, la generación $F_1$ poseerá flores rosadas. Si se cruzan las plantas $F_1$, la generación $F_2$ presentará una proporción fenotípica 1:2:1 de plantas con flores rojas, rosas y blancas.

dragón. Las flores rojas son así porque presentan un pigmento del cual carecen las flores blancas. Este pigmento es el producto de una reacción catalizada por una enzima, para la cual codifica un alelo ($C^R$) de un gen específico. Otro alelo de ese gen ($C^B$) codifica para una forma de la enzima que no cataliza la reacción, por lo que no se produce pigmento. Una planta homozigótica para el alelo $C^R$ produce gran cantidad de pigmento y, por tanto, sus flores son rojas. Una planta homozigótica para el alelo $C^B$ no produce pigmento, luego sus flores son blancas. Un vegetal heterozigótico ($C^R C^B$) produce algún pigmento, pero sólo una cantidad que hace que las flores sean rosadas. El color de las flores de la planta heterozigótica es intermedio entre el de ambos homozigóticos, pues ninguno de los alelos exhibe una completa dominancia sobre el otro. En consecuencia, este tipo de herencia se conoce como **dominancia incompleta**. Puesto que este patrón hereditario no incluye un alelo dominante y uno recesivo, los alelos se representan con letras mayúsculas y superíndices, en lugar de con letras mayúsculas y minúsculas.

Otra variante del sistema de alelo dominante-alelo recesivo tiene lugar con los genes que poseen más de dos alelos. Un buen ejemplo de este tipo de genes es el del que controla la apariencia de las hojas de trébol (Figura 12.8). Dicho gen posee al menos siete alelos, de los cuales cualquier par puede estar presente en una planta de trébol determinada. Cada combinación en forma de par de alelos tiene como resultado que las hojas adquieran un tamaño, forma y marcas específicos. El gen de incompatibilidad polínica, que causa la autoesterilidad de algunos vegetales, es otro ejemplo de un gen que posee numerosos alelos. Si dos vegetales poseen el mismo alelo para este gen, el polen de una planta no germinará cuando alcance un estigma de las flores de otra planta. En algunas plantas, el color de las flores también parece estar determinado por genes con múltiples alelos.

Mientras que algunos caracteres están controlados por genes con más de un alelo, otros caracteres están controlados por más de un gen. En tales casos, se dice que se trata de una **herencia poligénica**. Los patrones de herencia poligénica suelen ser muy diferentes a los de los caracteres que Mendel estudió, en los que había sólo dos fenotipos por cada carácter, por ejemplo, flores moradas y flores blancas, o semillas lisas y semillas rugosas. En la herencia poligénica, los fenotipos suelen exhibir una continuidad de valores. Por ejemplo, en el trigo, dos genes controlan el color de los granos. Cuando una planta que posea granos de color rojo oscuro se cruza con otra que posea de color blanco, las plantas $F_1$ presentan granos de

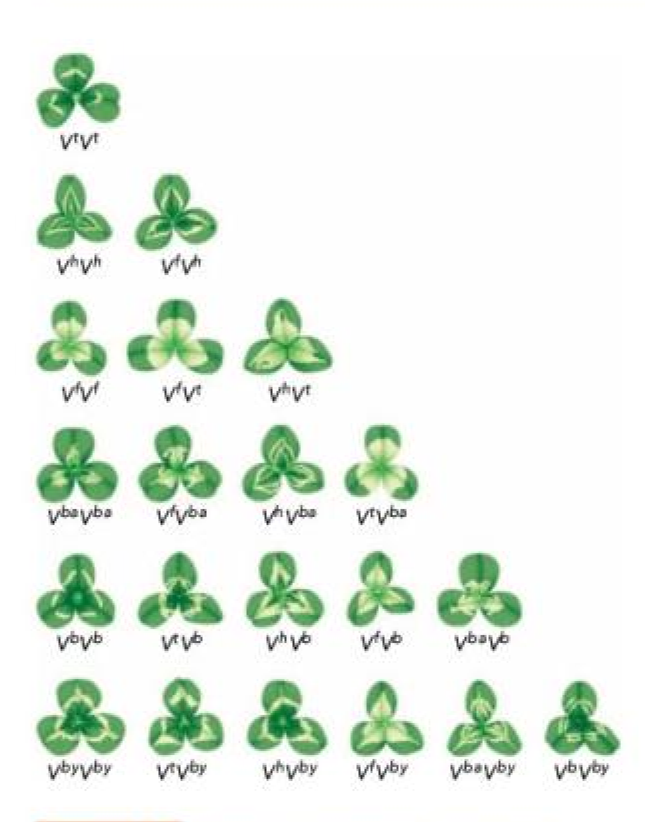



**Figura 12.8.** **Herencia en presencia de múltiples alelos.**

La traza blanca (V o V invertida) en las hojas de trébol está determinado por un gen con múltiples alelos. En esta figura se muestran los fenotipos asociados con varias combinaciones de seis de estos alelos ($V^t$, $V^h$, $V^f$, $V^{ba}$, $V^b$ y $V^{by}$).

un color rojizo. El cruzamiento de las plantas $F_1$ produce una generación $F_2$ con una proporción fenotípica de 15 rojos: 1 blanco. Hay cuatro grados de coloración en la generación $F_2$, que van desde el rojo oscuro hasta el rojo pálido. La herencia poligénica también está implicada en la determinación del sexo en la hierba mercurialis (*Mercurialis annua*), así como en la longitud de las mazorcas en algunas variedades de maíz.

El patrón hereditario inverso a la herencia poligénica es la **pleiotropía**, en la que un solo gen controla más de un carácter. De hecho, tres de los caracteres que Mendel investigó (color de las flores, color de las semillas y la presencia de un punto coloreado en la axila foliar) están controlados por un solo gen. Mendel observó que las flores moradas, las semillas marrones y un punto marrón en la axila se producían siempre en conjunto, como lo hacían las flores blancas, las semillas claras y la ausencia del punto en la axila. En el tabaco (*Nicotiana tabacum*), un solo gen afecta al menos a cinco caracteres del vegetal (Figura 12.9). De manera general, el alelo dominante para este gen confiere un fenotipo largo y estrecho, mientras que el alelo recesivo (cuando es homozigótico) proporciona un fenotipo más ancho y corto. Los mejoradores del trigo han localizado un gen responsable tanto de un gran rendimiento como de la presencia de barbas (cerdas en los grupos florales). Mediante la búsqueda de barbas en la descendencia de los cruzamientos, los agrónomos pueden predecir el rendimiento de la descendencia, incluso antes de que ésta se reproduzca.

## La localización de los genes influye en los patrones hereditarios

Como aprendimos anteriormente en este capítulo, cada cromosoma en un eucariota típico contiene miles de genes. Por consiguiente, existe una tendencia de los genes de un cromosoma a segregarse como una unidad durante la meiosis, lo que provoca que los rasgos especificados por estos genes se hereden conjuntamente. Dichos genes se

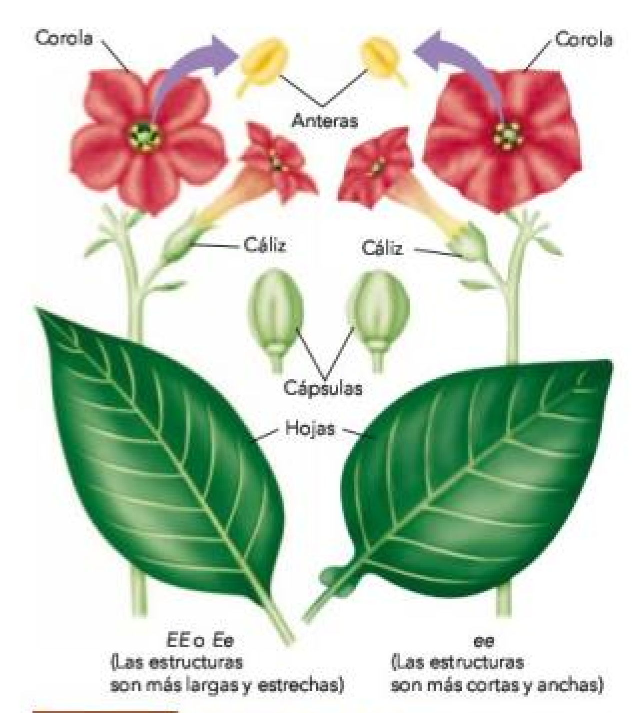



**Figura 12.9.** **Pleiotropía en el tabaco.**

La pleiotropía tiene lugar cuando un gen posee más de un efecto en el fenotipo de un organismo. En las plantas de tabaco, el gen *E* afecta a las corolas, anteras, cálices, hojas y cápsulas.

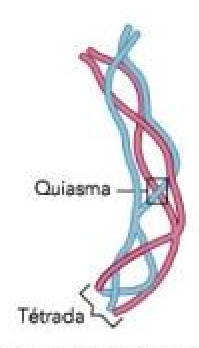
conocen como **genes ligados**. Cuando los genes ligados participan en un cruzamiento genético, la ley de transmisión independiente no se aplica, pues los alelos en cuestión son físicamente incapaces de segregarse con independencia.

Puesto que los siete caracteres que Mendel estudió se heredan de manera independiente, y los guisantes poseen siete pares de cromosomas homólogos, podríamos pensar que cada carácter está controlado por un gen en un cromosoma diferente. De hecho, tres de estos caracteres (altura del vegetal, posición de las flores y forma de las vainas) los controlan genes en el cromosoma 4, y otros dos caracteres (color de las semillas y color de las flores) los controlan genes en el cromosoma 1. Entonces, ¿por qué estos genes que están en el mismo cromosoma no se comportan como si estuvieran ligados?

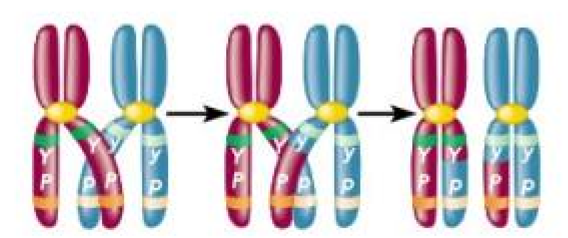
La respuesta a esta pregunta reside en el fenómeno denominado *recombinación cruzada*, que estudiamos en el Capítulo 6. Cuando se forman las tétradas durante la profase de la meiosis I, las cromátidas de los dos cromosomas homólogos en una tétrada pueden situarse en ocasiones una sobre otra, creando un estructura en forma de X denominada *quiasma* (Figura 12.10a). Las cromátidas en un quiasma podrían romperse e intercambiar entonces fragmentos, intercambiando también en el proceso cualquier alelo localizado en los mismos (Figura 12.10b). Si los alelos intercambiados son diferentes (por ejemplo, uno que codifique para flores moradas y otro para flores blancas), cada cromátida adquirirá una nueva combinación de alelos. Cuando dos genes están muy cercanos en un cromosoma, es probable que se incluyan en el mismo fragmento intercambiado, por lo que permanecerán ligados incluso después de que la recombinación cruzada haya tenido lugar. Cuanto más alejados estén, más probable será que la recombinación cruzada incluya un gen, pero no el otro. Cuando esto sucede, se rompe la unión entre los genes. Los tres genes en el cromosoma 4 cuya herencia estudió Mendel están tan alejados, que se comportan como si estuvieran en cromosomas separados. Lo mismo sucede con los genes del color de las semillas y del color de las flores en el cromosoma 1. Por lo que se sabe, Mendel no trabajó con caracteres que parecieran estar controlados por genes ligados.

La localización es también importante para los genes en los cromosomas del sexo, el par de cromosomas homólogos que determina el sexo en algunas especies. En las plantas dioicas, que poseen sexos separados, los cromosomas del sexo son comunes. Por ejemplo, en el espárrago (*Asparagus officinalis*), las plantas femeninas poseen dos cromosomas *X* con genes idénticos, aunque no necesariamente los mismos alelos para dichos genes, mientras que las plantas masculinas poseen un cromosoma *X* y un cromosoma *Y*. Algunos de los genes del cromosoma *Y* son diferentes a los del cromosoma *X*. (En los humanos se da el mismo patrón de determinación del sexo.) Por lo tanto, si un ejemplar masculino posee un alelo recesivo para un gen del cromosoma *X*, el rasgo especificado por ese alelo siempre se expresa. Los ejemplares femeninos deben tener dos copias del alelo recesivo para mostrar el rasgo recesivo. En los vegetales, los genes de los cromosomas *X* e *Y* que participan en la determinación del sexo suelen controlar, en la mayoría de los casos, la producción y acción de varias hormonas.

Los patrones hereditarios se complican aún más en el caso de los genes que no están localizados en los cromosomas, en el núcleo. Recordemos del Capítulo 2 que las mitocondrias y los cloroplastos poseen pequeñas moléculas circulares de ADN, como las de los procariotas. Los caracteres para los que los genes en el ADN de estos orgánulos codifican se transmiten de padres a hijos a través de




**(a)** Dos cromátidas de una tétrada se entrecruzan durante la profase de la meiosis I. Cada punto de recombinación cruzada se denomina *quiasma*.




**(b)** Las cromátidas podrían romperse e intercambiar fragmentos en un quiasma. Cuando esto sucede, los alelos de cada fragmento se intercambian entre las cromátidas.

**Figura 12.10. Recombinación cruzada durante la meiosis.**

la **herencia citoplásmica**. Durante la citocinesis, las mitocondrias y cloroplastos existentes se segregan aleatoriamente en las células hijas. Este tipo de herencia también se conoce como *herencia materna*, pues la ovocélula porta citoplasma con orgánulos para la nueva generación, mientras que la célula espermática no.

La herencia citoplásmica es la responsable de la aparición de manchas blancas o amarillas en las hojas de ciertos vegetales (Figura 12.11). En muchos casos, estas manchas consisten de células con cloroplastos blancos, ya que poseen un alelo que falla al codificar para la producción de clorofila. Una mancha se desarrolla cuando una célula que posee una mezcla de cloroplastos verdes y blancos se divide, y una de las células hijas, casualmente, recibe sólo cloroplastos blancos. La mancha crece a medida que esa célula y su progenie se dividen. La herencia citoplásmica también se da en los genes mitocondriales causantes de la esterilidad masculina en los vegetales. La esterilidad masculina es útil para los agrónomos, pues en las flores masculinas estériles no se produce autopolinización, con lo que no necesitan retirar los estambres antes de realizar los cruzamientos.

## Los genes interactúan entre sí y con el medio

Los genes no actúan de manera aislada para influir en el fenotipo de un organismo. Ya hemos estudiado un ejemplo que ilustraba este hecho en la herencia poligénica, donde un solo carácter está controlado por más de un gen. Otro ejemplo es un fenómeno conocido como **epistasia**, que tiene lugar cuando un gen altera el efecto de otro. Por ejemplo, en algunos guisantes dulces (*Lathyrus* spp.), dos genes interactúan para determinar el color de las flores. Cada gen codifica para una enzima en la ruta bioquímica de la síntesis del pigmento, de manera que un vegetal debe

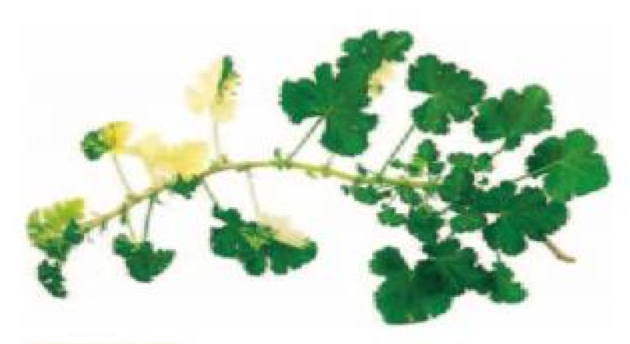


**Figura 12.11.** Herencia citoplásmica.

Las manchas amarillas en las hojas de *Pelargonium* son áreas donde ninguno de los cloroplastos es capaz de producir clorofila. Este rasgo está controlado por un alelo de un gen en el ADN de los cloroplastos. Cuando las células se dividen, los cloroplastos que poseen este alelo se distribuyen de manera aleatoria en las células hijas. Las células que reciben estos cloroplastos, en lugar de los cloroplastos con un funcionamiento normal, dan lugar a las manchas amarillas.

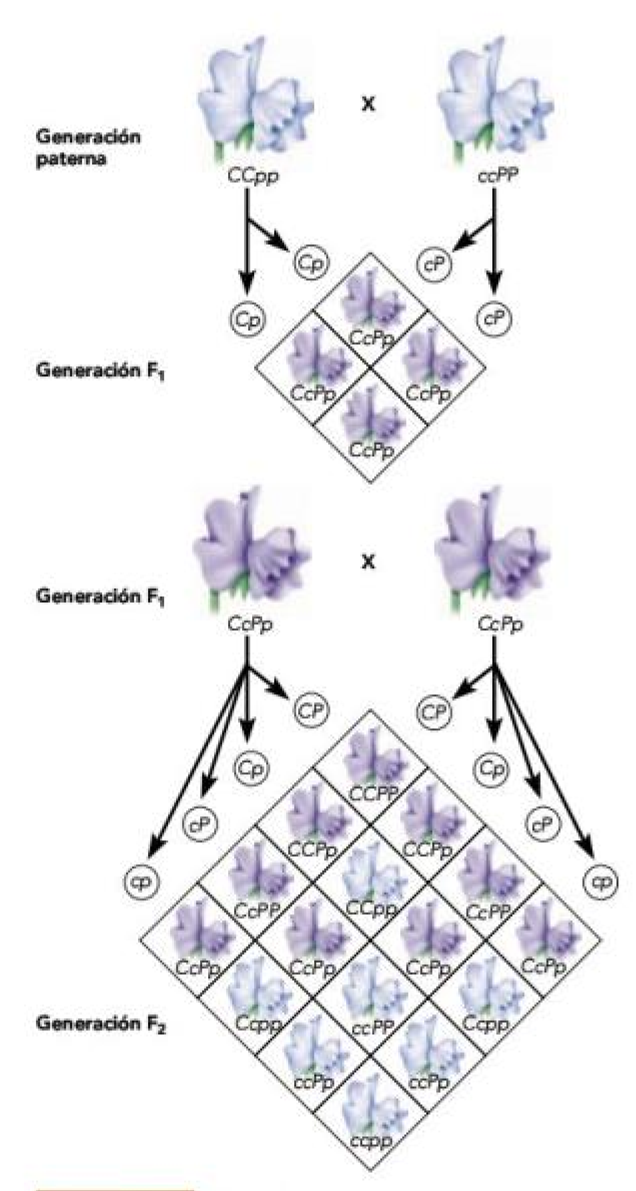



**Figura 12.12.** Epistasia.

Dos genes interactúan para controlar el color de las flores en los guisantes dulces. Un cruzamiento entre dos plantas de flores blancas con diferentes genotipos (*CCpp* y *ccPP*) produce sólo plantas con flores moradas en la generación $F_1$. El cruzamiento de dos plantas $F_1$ resulta en una generación $F_2$ con una proporción de 9 moradas: 7 blancas.

poseer al menos un alelo dominante (*C* y *P*) de ambos genes para producir flores moradas. Una planta homozigótica para uno o para ambos alelos recesivos poseerá flores blancas. De este modo, si una planta de flores blancas con genotipo *CCpp* se cruza con una planta de flores blancas con genotipo *ccPP*, la descendencia $F_1$ será heterozigótica para ambos alelos (*CcPp*), y poseerá flores moradas (Figura 12.12). Con todo, el cruzamiento de dos de estas plantas $F_1$ produce una proporción fenotípica de 9 moradas: 7 blancas en la generación $F_2$. La Tabla 12.1 presenta algunos ejemplos adicionales de la epistasia en los vegetales.

Mientras que los genes proporcionan los planes conforme a los cuales se construye un organismo y éste opera, la interpretación real de estos planes depende con frecuencia de los factores medioambientales. Las hortensias (*Hydrangea macrophylla*) proporcionan un ejemplo de la influencia medioambiental, seguramente familiar para muchos jardineros (Figura 12.13). Sus flores pueden mostrar un abanico de colores dependiendo del pH del suelo. En un suelo ácido, una hortensia suele tener flores azules. En un suelo neutro o alcalino, el mismo vegetal producirá flores rosadas. En otras plantas, la temperatura afecta al color de las flores. Las hojas del ranúnculo acuático (*Ranunculus peltatus*) presentan un aspecto muy diferente si crecen al aire o crecen bajo el agua. Sobre el agua se desarrollan grandes hojas lobuladas, mientras que en las partes sumergidas del vegetal, las hojas se desarrollan finas y en forma de raíces. Estos y muchos otros ejemplos muestran, de manera muy clara, que el fenotipo de un organismo refleja una combinación de instrucciones hereditarias y presiones ambientales.



**Figura 12.13.** **Un efecto medioambiental en el fenotipo.**

Estas dos hortensias poseen el mismo genotipo. El ejemplar con flores azules crece en un suelo ácido, mientras que el ejemplar con flores rosadas crece en un suelo neutro o alcalino.

**Tabla 12.1. Epistasia en los vegetales**

Pueden darse variaciones en la clásica proporción fenotípica $F_2$ de 9:3:3:1 cuando dos genes interactúan.

| Proporción fenotípica en $F_2$ | Tipo de interacción genética | Ejemplo |
|---|---|---|
| 9:3:3:1 | Dos genes no ligados | Cruzamientos mendelianos |
| 9:3:4 | El recesivo homocigótico de un gen impide cualquier color | Color de los bulbos de cebolla |
| 9:6:1 | Cada gen posee el mismo efecto si el alelo dominante está presente | Forma de los frutos de la calabaza |
| 9:7 | Se necesita un alelo dominante para ambos genes para que se exprese un rasgo | Color de las flores en los guisantes dulces |
| 13:3 | Un gen es el supresor dominante del otro gen | Síntesis de la maldivina (pigmento floral) en *Primula* |
| 12:3:1 | El alelo dominante de un gen sustituye el efecto de los dos alelos del otro gen por un nuevo efecto | Color de los frutos en la calabaza |

## El gen mendeliano para la altura en los guisantes controla la producción de una hormona promotora del crecimiento

Los experimentos de Mendel dejaron patente que los rasgos heredados se transmiten de una generación a otra a través de unidades específicas, pero desconocidas, que actúan de manera independiente. La naturaleza de las unidades hereditarias de Mendel se ignoró durante casi un siglo. Desde la década de 1920 hasta la década de 1950, una serie de experimentos realizados con bacterias y virus establecieron claramente que el ADN y, en ocasiones, el ARN se comportan como la molécula que transporta la información genética de una generación a la siguiente. En 1953, los análisis de Watson y Crick revelaron la estructura del ADN. Durante la década de 1960, el mecanismo mediante el cual el ADN determina las características de los organismos se volvió comprensible, al menos en términos generales (*véase* el Capítulo 13). No en vano, en esta misma década, los mismos genes que Mendel había




investigado volvieron a estudiarse con el fin de determinar sus efectos bioquímicos.

El gen para la altura en las plantas del guisante de cierta y poca altura de Mendel se conoce hoy como el gen *Le*. Los vegetales altos poseen uno o dos alelos *Le*, y los vegetales de poca altura poseen dos alelos *le* (en este caso, cada alelo se representa con *dos* letras. Para el alelo dominante, la primera letra es mayúscula. Para el alelo recesivo, ambas letras son minúsculas). Se han llevado a cabo muchas investigaciones sobre los efectos de los alelos de estos genes. Por ejemplo, en algunos estudios realizados en la Universidad de Tasmania, en Australia, se descubrió que las plantas del guisante altas poseen de 10 a 18 veces la cantidad de la hormona promotora del crecimiento, giberelina-1 (GA1), que contenían las plantas del guisante enanas. Sin embargo, las plantas del guisante enanas contienen de tres a cinco veces la cantidad de otra hormona, la giberelina-20 (GA20), que poseen las plantas altas. GA20 no induce el crecimiento. Los trabajos posteriores han confirmado que el alelo recesivo *le* codifica para una enzima ineficaz a la hora de convertir GA20 en GA1. Como resultado, los vegetales con dos alelos *le* no pueden producir suficiente GA1 para crecer en altura. Estudios como éstos revelan el rumbo que actualmente toman los biólogos para explicar los mecanismos hereditarios.

## Repaso de la sección

1. **Aporta un ejemplo de dominancia incompleta en los vegetales.**
2. **Explica la afirmación: «Los genes ligados se segregan juntos».**
3. **Expón un ejemplo de herencia citoplásmica.**
4. **¿Qué proceso bioquímico se ve influido por el gen mendeliano para la altura de los vegetales?**

# RESUMEN

## Experimentos de Mendel sobre la herencia

**Es necesario disponer de unos conocimientos básicos sobre los genes y los cromosomas para comprender los experimentos de Mendel (pág. 298)**

Las características de un organismo, denominadas *caracteres*, pueden aparecer en dos o más formas conocidas como *rasgos*. Para cada rasgo codifica un alelo, que es una forma variante de un gen. Una célula diploide contiene dos alelos de cada gen, uno de cada progenitor.

**El cruzamiento monohíbrido se produce entre individuos que poseen diferentes alelos para un gen específico (págs. 298-300)**

Gregor Mendel cruzó variedades de líneas puras de guisantes de huerta que poseían rasgos diferentes para el mismo carácter. Para los caracteres que Mendel estudió, toda la descendencia de este cruzamiento (la primera generación filial o $F_1$) poseía el rasgo de sólo uno de los parentales. A este rasgo lo denominó *dominante*. Cuando Mendel cruzó dos plantas $F_1$ entre sí (cruzamiento monohíbrido), el 75% de la descendencia (segunda generación filial o $F_2$) poseía el rasgo dominante, y el 25% poseía el otro rasgo, el cual acuñó como *recesivo*. Los individuos que muestran un rasgo recesivo poseen dos alelos recesivos para un gen específico, y se dice que son *homozigóticos* para ese alelo. Los individuos que muestran un rasgo dominante poseen dos alelos dominantes o un alelo dominante y uno recesivo para el mismo gen; los individuos bajo esta última condición se definen como *heterozigóticos*. Una combinación de alelos en un individuo es el genotipo, que controla su apariencia física, o fenotipo. Los resultados de un cruzamiento pueden representarse en un tablero de Punnett. Basándose en los resultados de sus cruzamientos monohíbridos, Mendel formuló la ley de la segregación, que establece que los alelos se segregan o separan durante la meiosis y luego se reúnen aleatoriamente durante la fecundación.

**La segregación de alelos se produce durante la anafase I de la meiosis (pág. 300)**

Los alelos se segregan cuando las células reproductoras de un organismo experimentan meiosis. Si el individuo es heterozigótico, cada célula reproductora producirá dos tipos de gametos, una mitad con el alelo dominante y la otra mitad con el alelo recesivo.

**Un retrocruzamiento muestra el genotipo de un individuo con un fenotipo dominante (págs. 300-301)**

Para determinar si un individuo con un fenotipo dominante es homozigótico o heterozigótico, se cruza con un individuo que posee el fenotipo recesivo para ese carácter. Si toda la descen-

dencia posee el fenotipo dominante, el progenitor con el fenotipo dominante ha de ser homozigótico. Sin embargo, será heterozigótico si existe una proporción 1:1 de fenotipo dominante y recesivo en la descendencia.

**El cruzamiento dihíbrido se produce entre individuos que poseen alelos diferentes para dos genes determinados (págs. 301-303)**
Mendel también cruzó variedades de línea pura de guisantes de huerta que poseían diferentes rasgos para cada uno de los dos caracteres. Para los caracteres que Mendel estudió, todas las plantas $F_1$ poseían el rasgo dominante para ambos caracteres. Cuando cruzó las plantas $F_1$ (cruzamiento dihíbrido), el 9/16 de las plantas $F_2$ poseían ambos rasgos dominantes, el 3/16 poseían el rasgo recesivo para el primer carácter y el rasgo dominante para el segundo carácter, y el 1/16 poseían ambos rasgos recesivos. Estos resultados ejemplifican la ley de Mendel de la transmisión independiente, que establece que cada par de alelos se segrega de manera independiente durante la meiosis. La transmisión independiente se produce porque las tétradas se segregan independientemente.

## La era post-mendeliana

**Las leyes de Mendel también se aplican a cruzamientos que comportan más de dos rasgos (pág. 305)**
En un cruzamiento trihíbrido, que implica la presencia de vegetales heterocigóticos para tres caracteres, la descendencia posee una proporción fenotípica de 27:9:9:9:3:3:3:1.

**Algunos caracteres no dependen de un alelo dominante y uno recesivo (págs. 305-307)**
En la dominancia incompleta, ninguno de los alelos exhibe una dominancia completa sobre el otro, de modo que los heterozigóticos poseen un fenotipo intermedio entre el fenotipo dominante y el recesivo. Algunos genes poseen más de dos alelos, y cada combinación de alelos en forma de par resulta en un fenotipo diferente. En la herencia poligénica, un carácter es controlado por más de un gen, y los fenotipos suelen exhibir una continuidad de valores. La pleiotropía es la situación en la que un solo gen controla más de un carácter.

**La localización de los genes influye en los patrones hereditarios (págs. 307-309)**
Los genes que se localizan en el mismo cromosoma y se segregan como una unidad durante la meiosis se conocen como *genes ligados*. No obstante, la recombinación cruzada entre cromosomas homólogos durante la meiosis puede permitir que los alelos de dos genes de un mismo cromosoma se segreguen de manera independiente. La segregación independiente para dichos genes es más probable cuanto más alejados se encuentren. La herencia citoplásmica se produce con los caracteres para los que codifican genes en el ADN de las mitocondrias y los cloroplastos.

**Los genes interactúan entre sí y con el medio (págs. 309-310)**
En una generación $F_2$ pueden darse varias proporciones fenotípicas debido a la epistasia, por la cual un gen altera el efecto de otro. Los factores ambientales pueden influir en el fenotipo de un organismo.

**El gen mendeliano para la altura en los guisantes controla la producción de una hormona promotora del crecimiento (págs. 310-311)**
El gen *Le* controla la altura en los guisantes de huerta. Las plantas con dos alelos recesivos *le* producen una cantidad insuficiente de la hormona promotora del crecimiento, giberelina-1, y presentan un fenotipo enano.

## Cuestiones de repaso

1. Define *gen* y *alelo* en términos de caracteres y rasgos. Aporta ejemplos para ilustrar tus definiciones.
2. Explica la diferencia entre *fenotipo* y *genotipo*.
3. ¿Cómo determinó Mendel cuál de los alelos de un gen era el dominante?
4. Sigue el cruzamiento *TT* x *tt* a través de dos generaciones. Dibuja un tablero de Punnett que muestre la proporción fenotípica en la generación $F_2$.
5. ¿Qué puedes aprender al realizar un retrocruzamiento?
6. Dibuja un tablero de Punnett para el cruzamiento *SsYy* x *SsYy*. ¿Qué letras van a los lados del tablero y qué es lo que estas letras representan? ¿Cuál es la proporción fenotípica de la descendencia producida por este cruzamiento?
7. Realiza el retrocruzamiento *AaBb* x *aabb*. Dibuja un tablero de Punnett y determina la proporción fenotípica de la descendencia.
8. Aporta un ejemplo de herencia poligénica en los vegetales.
9. ¿En qué se diferencian los genes ligados de los no ligados?
10. Aporta un ejemplo de epistasia.

## Cuestiones para reflexionar y debatir

1. En las plantas y otros organismos pluricelulares, cada célula contiene todos los genes del organismo. Entonces, ¿por qué las diferentes partes de un vegetal son distintas?
2. ¿Crees que la altura es dominante sobre la poca altura en todos los vegetales, como lo es en los guisantes de jardín?
3. Si un organismo posee diez genes y cada gen posee dos alelos diferentes, ¿qué probabilidad existe de que una célula reproductora determinada produzca un par de gametos idénticos?
4. Imagina que tienes una población de plantas del guisante que consiste en un número equivalente de plantas altas (*HH*) y plantas de poca altura (*hh*). ¿Se te ocurre algún entorno que pudiera favorecer sólo a uno de los tipos de plantas? Si cultivaras muchas generaciones de plantas en dicho

entorno mediante una polinización aleatoria entre las plantas, ¿cómo variaría el porcentaje de alelos *H* y *h*?

5. Supón que observas una población de vegetales que comprende individuos de muchas alturas diferentes. ¿Cómo podrían las leyes de Mendel explicar esta continua variación en un carácter?
6. Un agrónomo lleva a cabo numerosos cruzamientos y observa que, cuando tiene lugar la autopolinización, las flores nunca producen semillas. ¿Cómo explicarías esta observación?
7. Imagina un par de cromosomas, cada uno con tres *loci* de genes, *A*, *B* y *C*, listadas en orden desde el centrómero hacia el extremo de uno de los brazos del cromosoma. Un miembro del par posee los tres alelos dominantes (*A*, *B* y *C*), mientras que su homólogo posee los tres alelos recesivos (*a*, *b* y *c*). Realiza un diagrama que refleje el resultado de cada una de las siguientes recombinaciones cruzadas entre cromátidas no hermanas: (1) entre el centrómero y el *locus A*; (2) entre el *locus A* y el *locus B*; (3) entre el *locus A* y el *locus B*, y entre el *locus B* y el *locus C*; (4) dos recombinaciones cruzadas entre el *locus A* y el *locus B*.

## Conexión evolutiva

¿Qué fuerzas selectivas habrían influido con mayor probabilidad en el desarrollo evolutivo de las dos diferentes formas foliares de las hojas sumergidas y hojas aéreas del ranúnculo acuático, *Ranunculus peltatus*?

## Para saber más

Gonick, Larry, y Mark Wheelis. *The Cartoon Guide to Genetics*. Markham: Harper Perennial, 1991. Una visión animada de la Genética Mendeliana y la Ingeniería Genética.

Henig, Robin Marantz. *El monje en el huerto. La vida y el genio de Gregor Mendel, padre de la Genética*. Madrid: Debate Editorial, S. A., 2000. La historia del naturalista Gregor Mendel.

Tagliaferro, Linda, y Mark Bloom. *The Complete Idiot's Guide to Decoding your Genes*. Madison: Alpha Books, 1999. Este libro explica el mundo de la Genética.

# 13

# Expresión y activación de los genes



Las flores de *Arabidopsis*, silvestres y mutantes.

## Expresión genética

Durante la replicación, se copia el ADN

El ADN codifica para la estructura de las proteínas

Durante la transcripción, se genera ARN a partir de ADN

Durante la traducción, se fabrica una proteína a partir de ARN mensajero

Las mutaciones pueden causar cambios en la expresión genética

## Expresión genética diferencial

Existen varios niveles de control de la expresión genética

Las proteínas reguladoras controlan la transcripción

Las hormonas y la luz pueden activar determinados factores de transcripción

## Identificación de los genes que afectan al desarrollo

Los experimentos con *Arabidopsis* explican el uso de las mutaciones para comprender el desarrollo vegetal

Los transposones pueden utilizarse para localizar los genes que afectan al desarrollo

Los genes homeóticos controlan el desarrollo de vegetales y animales

A medida que una planta joven se desarrolla a partir de un zigoto, va formando raíces, tallos y hojas. Cada órgano posee tejidos compuestos de muchos tipos de células diferenciadas. A medida que el vegetal madura, continúa produciendo vástagos y raíces, así como diversas clases de estructuras reproductoras, incluidas las flores, piñas, frutos y semillas.

Casi toda célula de un vegetal contiene la dotación completa de 15.000 a 50.000 genes, que son característicos de la especie. Las células en un embrión o un meristemo poseen el potencial de expresar cualquiera de estos genes y dar origen a cualquier parte del vegetal. Se dice que dichas células son «totipotentes». No obstante, en un vegetal en desarrollo o maduro, la totipotencia de las células se suele perder cuando cada una de ellas se diferencia para convertirse en un tipo de célula particular.

Las células diferenciadas expresan sólo una fracción de la información genética que contienen. Los genes que son necesarios para la vida en sí misma, como los que codifican para las enzimas que sintetizan ATP, son expresados por todas las células. Otros genes se expresan sólo en determinados tipos de células. Por ejemplo, los genes que codifican para las proteínas implicadas en el ciclo de Calvin de la fotosíntesis son expresados por células del clorénquima fotosintéticamente activas en las hojas, pero no por células radicales. Por el contrario, los genes responsables del desarrollo de los pelos radicales a partir de células epidérmicas son expresados únicamente por las células radiculares.

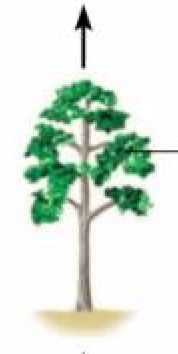
Incluso en el interior de una parte de un vegetal, los genes y alelos diferentes son expresados por distintos individuos en una población. Por ejemplo, algunas de las plantas del guisante que Mendel estudió eran altas, mientras que otras eran de poca altura. En la salvia común de jardín (*Salvia splendens*), al menos siete genes controlan los preciosos colores rojo, rosado, salmón, blanco, morado y burdeos de las flores.

En este capítulo, aprenderemos cómo las células transfieren la información del código genético del ADN a la estructura de las proteínas que controlan todos los aspectos del desarrollo y funcionamiento de la planta. Asimismo, veremos cómo se regula la actividad de los genes, esto es, cómo se «encienden» y se «apagan».



**Árbol maduro**

En un árbol maduro, todas las células vivas continúan utilizando muchas enzimas, como las que producen y utilizan ATP. Además, se producen nuevas hojas y estructuras reproductoras, y el árbol utiliza diferentes juegos de enzimas para adaptarse a las distintas estaciones e, incluso, a los diferentes momentos del día.



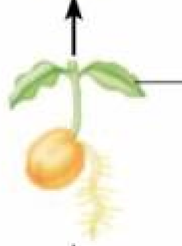
**Árbol de 4-5 años de edad**

A medida que el árbol envejece, produce meristemos secundarios y podría volverse reproductor. Se precisan enzimas especializadas para producir corteza, flores, frutos y semillas.



**Árbol de 1 año de edad**

A medida que la plántula crece para convertirse en una planta joven, las enzimas continúan dirigiendo la formación de células especializadas en el tallo, la raíz y las hojas. Cada tipo de célula contiene un número de enzimas de mantenimiento comunes, así como enzimas particulares que dirigen funciones celulares específicas.



**Plántula**

A medida que la plántula produce hojas, las enzimas y otras proteínas relacionadas con la fotosíntesis y la respiración se sintetizan y comienzan a actuar.



**Semilla**

A medida que la semilla comienza a germinar, se producen enzimas que rompen los compuestos de reserva, como las grasas, el almidón y las proteínas, para nutrir a la plántula.

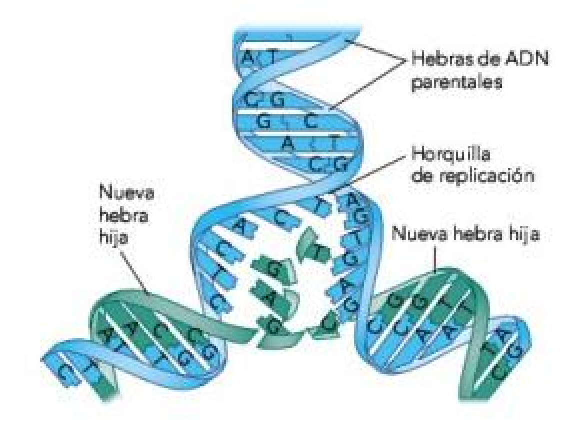
# Expresión genética

Un biólogo evolutivo concibe la vida como poblaciones de individuos que compiten para alcanzar el éxito reproductor. Para un biólogo celular, la vida consiste en organismos compuestos por una o más células. Naturalmente, un bioquímico tiende a ver la vida como una colección organizada de moléculas que interactúan. Pasar de tener una visión poblacional a otra organísmica, o pasar de una visión celular a una molecular es ser un reduccionista, es decir, se trata de reducir algo a piezas más pequeñas con el fin de comprenderlo. Un reduccionista diría que gran parte de las características de un organismo está determinada por sus proteínas, y que sus genes aportan el código para fabricar dichas proteínas.

¿Cómo se llega de un código genético, compuesto por nucleótidos, a las proteínas, compuestas por aminoácidos? Como aprenderemos en esta sección, la conversión del código genético en proteínas conlleva dos pasos básicos: la transcripción y la traducción. La transcripción transforma una lengua en otra forma de la misma lengua. Podemos transcribir inglés hablado a inglés escrito. En las células, la transcripción transforma el lenguaje basado en nucleótidos del ácido desoxirribonucleico (ADN) en otra forma de lenguaje basado en nucleótidos, la del ácido ribonucleico (ARN). Por otro lado, la traducción transforma una lengua en otra, por ejemplo, el inglés en chino. En las células, la traducción implica pasar del lenguaje basado en nucleótidos del ARN al lenguaje basado en aminoácidos de las proteínas. En ocasiones, la forma común en la que todos los seres vivos transfieren la información de los genes a las proteínas es referida como el *Dogma Central de la Biología Molecular*.

## Durante la replicación, se copia el ADN

Cuando una célula se divide, transmite toda su información genética a cada una de sus células hijas. Para que esto suceda, la célula en división debe replicar, o copiar, su ADN. En el Capítulo 7, vimos que el ADN es un polímero compuesto de cuatro nucleótidos diferentes. Dos hebras de ADN, cada una con una longitud de millones de nucleótidos, se enlazan entre sí para formar una doble hélice estabilizada por enlaces de hidrógeno. Recordemos del Capítulo 2 que la duplicación o replicación del ADN en las eucariotas tiene lugar antes de la división nuclear, durante la fase S del ciclo celular. La naturaleza de doble hebra del ADN desempeña un papel esencial en el proceso de replicación (Figura 13.1).




(a)

Molécula de ADN parental

Hebras de ADN parentales

Nucleótidos

Moléculas hijas de ADN idénticas

(b)

**Figura 13.1.** **Esquema general de la replicación de ADN.**

**(a)** Durante la replicación, la doble hélice parental del ADN se separa, y se sintetiza una hebra hija a lo largo de cada hebra parental. **(b)** Los nucleótidos de las hebras hijas contienen bases que son complementarias a las de las hebras parentales.

Si conocemos la secuencia de nucleótidos de una hebra de ADN, podemos determinar la secuencia de la otra hebra. Esto se debe a que los nucleótidos que contienen la base adenina (A) siempre forman par con los nucleótidos que contienen la base timina (T), y los nucleótidos que contienen la base guanina (G) siempre forman par con los nucleótidos que contienen la base citosina (C). El apareamiento entre A y T, y entre G y C se denomina *apareamiento complementario* y se debe a la formación de enlaces de hidrógeno entre las bases de nucleótidos.

El proceso general de replicación de ADN es simple: la doble hélice de ADN se separa en dos hebras, así se forma una nueva hebra complementaria para cada una de las hebras ya existentes, o parentales. Se dice que la replicación es *semi-conservativa*, pues produce dos moléculas «hijas» de ADN, cada una de ellas consistente en una hebra parental y otra hebra nueva. La región en forma de Y donde la doble hélice parental se desenrolla y se sintetizan nuevas hebras se denomina *horquilla de replicación*. En los eucariotas, la replicación se produce simultáneamente en múltiples lugares de un cromosoma.

La ADN-polimerasa es la enzima que cataliza la síntesis de nuevas hebras de ADN durante la replicación. De hecho, dos moléculas de ADN-polimerasa actúan en cada horquilla de replicación, donde cada una de ellas replica la correspondiente de las hebras paternas. Como se aprecia en la Figura 13.2, el mecanismo de replicación es diferente para las dos hebras. La razón de esta diferencia es que los esqueletos de fosfatos de azúcar de las dos hebras se mueven en sentidos opuestos (Figura 13.2a), pero la ADN-polimerasa sólo puede añadir nucleótidos en un sentido. Por consiguiente, la ADN-polimerasa que se mueve a lo largo de una hebra parental, *hacia* la horquilla de replicación, sintetiza una nueva hebra de manera continua. La ADN-polimerasa que se mueve a lo largo de la otra hebra parental, *en sentido contrario a* la horquilla de replicación, sintetiza la otra nueva hebra en forma de una serie de piezas cortas (fragmentos de Okazaki).

Algunas otras enzimas ayudan a la ADN-polimerasa durante la replicación. Una de estas enzimas es la helicasa, que desenrolla las hebras de ADN paternas en la horquilla de replicación. Otra de estas enzimas es la ADN-ligasa, que une las piezas cortas de ADN producidas por una de las ADN-polimerasas (Figura 13.2b).

## El ADN codifica para la estructura de las proteínas

La idea de que el ADN transporta el código genético se desarrolló de forma gradual durante la primera mitad del si-

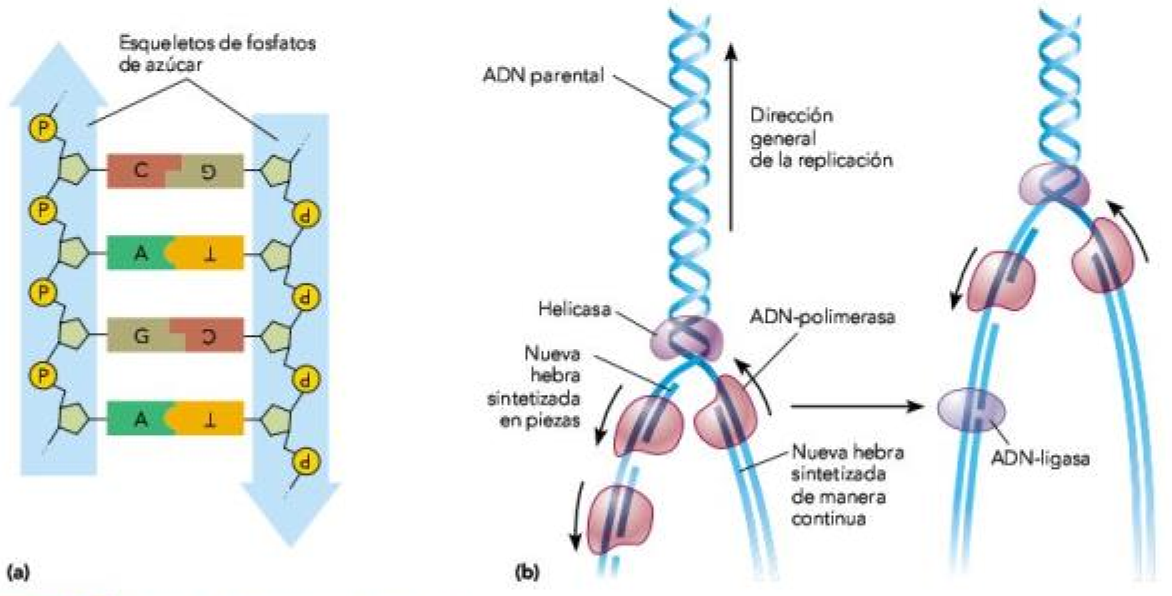



**Figura 13.2. Detalle de la replicación del ADN.**

(**a**) En una molécula de ADN, los esqueletos de fosfatos de azúcar de las dos hebras están orientados en sentidos diferentes. (**b**) Debido a la orientación opuesta de los esqueletos, las ADN-polimerasas replican una hebra de manera continua y la otra hebra en pequeñas piezas. La ADN-ligasa junta estas pequeñas piezas. La helicasa desenrolla el ADN paterno, permitiendo así que la horquilla de replicación avance.

glo XX. Los experimentos de transplante llevados a cabo con el alga *Acetabularia* (Figura 13.3) demostraron que el material hereditario de los eucariotas reside en el núcleo.

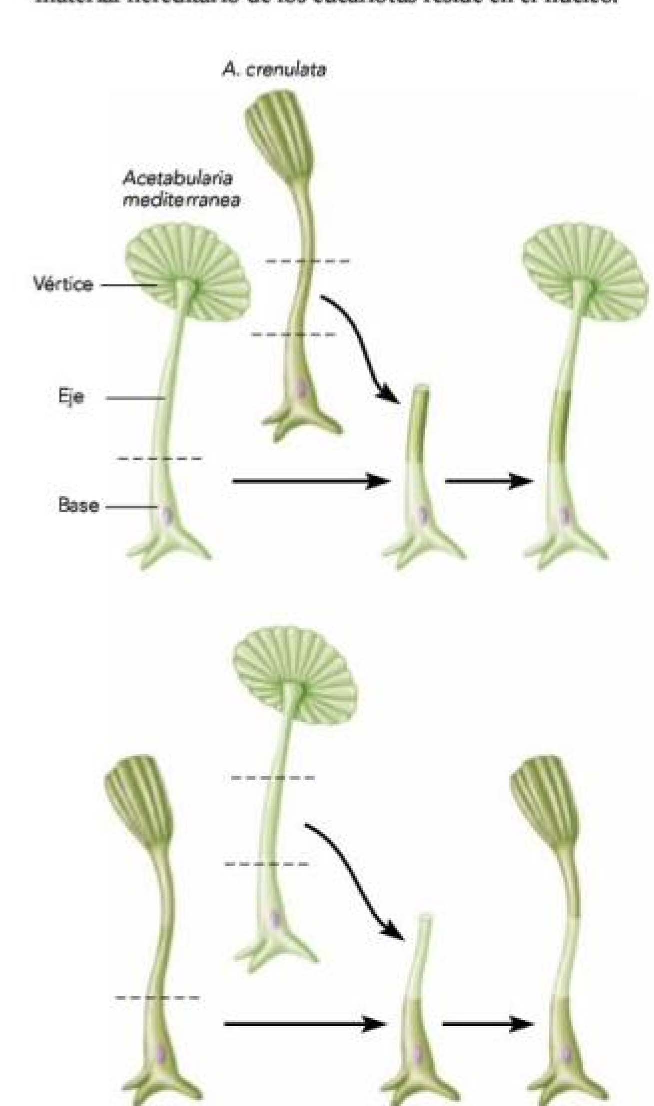



**Figura 13.3.** **Localización del material hereditario.** *Acetabularia* es un alga marina unicelular mucho mayor que la mayoría de otras células, pues alcanza hasta varios centímetros de longitud. Cada célula está formada por un vértice, un eje y una base, la cual contiene el núcleo. Dos especies de esta alga, *A. crenulata* y *A. mediterranea*, poseen vértices con diferente forma. Si un eje de *A. crenulata* se injertara en una base de *A. mediterranea*, se formaría un vértice del tipo de *A. mediterranea*. Por el contrario, si un eje de *A. mediterranea* se insertara en una base de *A. crenulata*, se formaría un vértice del tipo de *A. crenulata*. En consecuencia, la información contenida de la base depositaria del núcleo determina la forma del vértice.

Los estudios citológicos de la mitosis y la meiosis identificaron los cromosomas como las unidades de la herencia. No obstante, los cromosomas contienen tanto proteínas como ADN. Las proteínas, compuestas por 20 aminoácidos diferentes, parecían tener la complejidad necesaria para el material codificador. El ADN, que sólo consta de cuatro nucleótidos diferentes, no parecía lo suficientemente complejo.

Algunos experimentos fundamentales demostraron que el material genético es el ADN, y no las proteínas. En 1928, Frederick Griffith descubrió que el contenido de las células bacterianas incluía material genético, pero no así las paredes celulares ricas en proteínas de las bacterias. En 1944, Oswald Avery y sus colegas identificaron el material genético de estas bacterias como ADN. Debido a la relativa simplicidad del ADN, sus resultados fueron recibidos con considerable escepticismo. En 1952, Alfred Hershey y Martha Chase descubrieron que el ADN es el material genéticamente activo de un virus bacteriano. Un año más tarde, James Watson y Francis Crick pusieron de manifiesto la estructura en doble hélice del ADN. Llegados a este punto, los investigadores comenzaron a pensar que la estructura del ADN podría ser capaz de albergar el código genético, aunque la naturaleza exacta del código continuó siendo un misterio hasta la década de 1960.

Un médico británico, Archibald Garrod, fue el primero en proponer que los genes codifican para enzimas. En 1909, sugirió que la causa de toda enfermedad genética era un defecto en una enzima específica. Como, por aquel entonces, la identidad del material genético era algo desconocido, su idea no tuvo mucha repercusión.

El verdadero avance en la relación de los genes con las enzimas se produjo en la década de 1940 con los experimentos de George Beadle y Edward Tatum, que estudiaron las rutas biosintéticas de los aminoácidos en el moho del pan, *Neurospora crassa* (Figura 13.4). Por ejemplo, el aminoácido arginina se fabrica en una ruta de tres pasos: en el paso 1, una sustancia precursora se convierte en ornitina; en el paso 2, la ornitina se convierte en citrulina, y en el paso 3, la citrulina cambia y se convierte en arginina. La cepa salvaje, o natural, de *Neurospora* puede llevar a cabo los tres pasos de la ruta. No obstante, Beadle y Tatum descubrieron otras cepas en las que la ruta se bloqueaba en uno de los pasos. Una cepa con un bloqueo en el paso 1 sólo podía fabricar arginina si se añadía ornitina o citrulina al medio de crecimiento. Una cepa con un bloqueo en el paso 2 podía utilizar citrulina, pero no ornitina. Una cepa con un bloqueo en el paso 3 no podía fabricar arginina de ninguna manera. Estas observaciones condujeron a los investi-

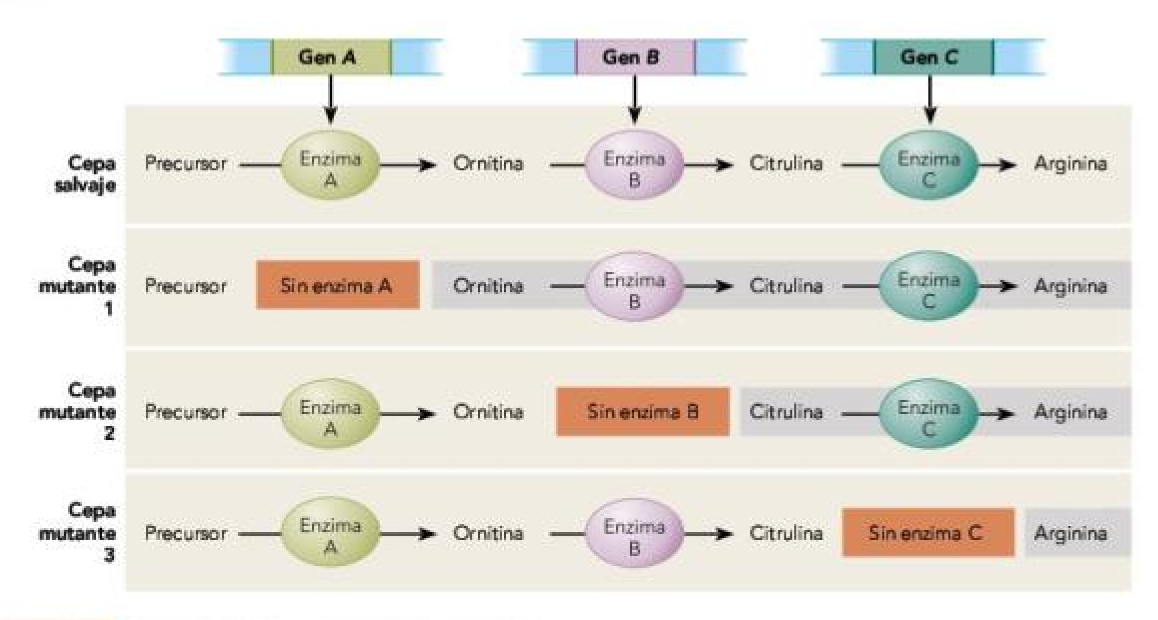



**Figura 13.4.** Base de la hipótesis «un gen, una enzima».

Beadle y Tatum cultivaron cuatro cepas del moho del pan, *Neurospora crassa*, en un medio de crecimiento simple. La cepa salvaje podía fabricar el aminoácido arginina a partir de una sustancia precursora, ya que poseía las tres enzimas (A, B y C) que catalizan los pasos de la ruta biosintética. La cepa mutante I carecía de enzima A; podía fabricar arginina sólo si se añadía ornitina o citrulina al medio de crecimiento. La cepa mutante II carecía de la enzima B; necesitaba citrulina para fabricar arginina. La cepa mutante III carecía de enzima C; no podía fabricar arginina de ninguna manera. Beadle y Tatum concluyeron que cada enzima estaba especificada por un gen diferente y que cada cepa mutante presentaba un defecto en uno de estos genes, lo que hacía que la cepa fuera incapaz de producir una enzima.

gadores a proponer que hay un gen diferente que codifica para cada enzima en una ruta biosintética. Acuñaron su propuesta como la hipótesis «un gen, una enzima». Dado que no todas las proteínas son enzimas, y muchas proteínas contienen más de una cadena de polipéptidos, la hipótesis del tándem Beadle-Tatum se suele reformular como la hipótesis «un gen-un polipéptido». A lo largo de los años, numerosos experimentos en toda clase de organismos han demostrado el acierto de esta hipótesis.

A finales de la década de 1950, los investigadores comenzaron a analizar seriamente cómo una secuencia de nucleótidos en el ADN podía codificar para una secuencia de aminoácidos en una proteína. Evidentemente, un nucleótido no podía codificar para un aminoácido, pues existen 20 tipos de aminoácidos, pero sólo cuatro tipos de nucleótidos. Incluso dos nucleótidos no serían suficientes, ya que existen $4^2$ ó 16 combinaciones de pares de nucleótidos, por lo que sólo se podría codificar para 16 aminoácidos. Sin embargo, tres nucleótidos serían suficientes, pues existen $4^3$ ó 64 combinaciones de tripletes de nucleótidos. Las investigaciones han confirmado que las palabras del código del ADN consisten en tripletes de nucleótidos, denominados **codones**. Como veremos en la próxima sección, cada codón de ADN especifica un codón de tres nucleótidos de ARN. En realidad, son los codones de ARN los que codifican para aminoácidos específicos.

En 1961, Marshall Nirenberg comenzó a descifrar el código genético, utilizando un sistema de síntesis proteínica artificial que poseía ribosomas, aminoácidos y otros ingredientes. Al añadir una hebra de ARN larga que poseía sólo nucleótidos de uracilo (U), el sistema produjo una proteína que contenía un único tipo de aminoácido: fenilalanina. Tal resultado indicó que el codón de ARN UUU codifica para la fenilalanina. Un sistema similar identificó los aminoácidos para los que codificaban los codones AAA, CCC y GGG. Fueron necesarios procedimientos más complejos para descifrar los codones que poseían más de un tipo de nucleótido, aunque, en un plazo de cuatro años, el código completo había sido determinado. Como podemos observar en la Figura 13.5, 61 de los 64 codones especifican aminoácidos. Uno de estos 61 (AUG) codifica para el aminoácido metionina y además actúa como una señal de «inicio», ordenando a los ribosomas que comiencen a fabricar una proteína en ese codón. Los otros tres codones son señales de «stop» que indican la finalización de una proteína.

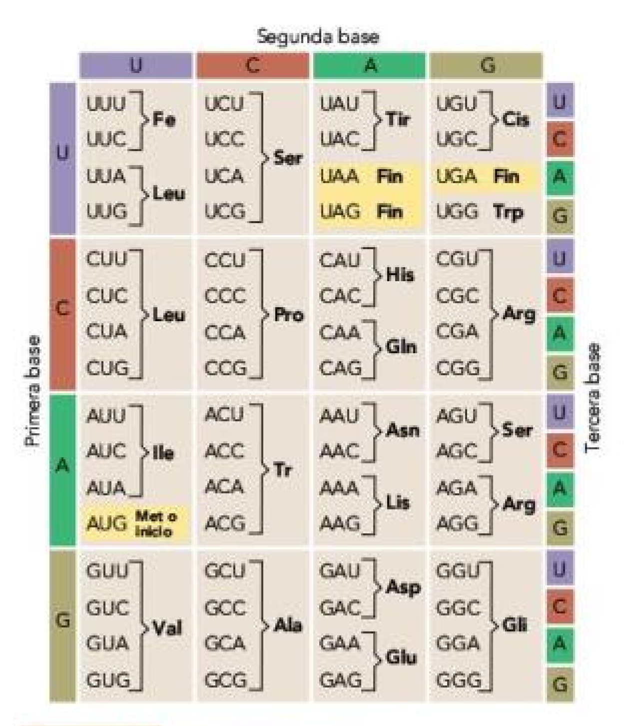



**Figura 13.5.** **El código genético.**

Tres combinaciones de nucleótidos en el ARN, denominadas *codones*, codifican para los 20 aminoácidos de las proteínas. Debe observarse que es importante el orden de nucleótidos en un codón. Por ejemplo, ACG codifica para la treonina, mientras que CGA codifica para la alanina. Un codón (AUG) codifica para la metionina e indica a los ribosomas que comiencen a fabricar una proteína. Los codones UAA, UAG y UGA no codifican para aminoácidos, sino que señalan a los ribosomas que cesen de añadir aminoácidos a una proteína.

Salvo muy pocas excepciones, el código genético es el mismo en todos los reinos de la vida. Las principales excepciones se dan en algunas eucariotas unicelulares, en las que unos pocos codones difieren de los mostrados en la Figura 13.5. La práctica universalidad del código genético fundamenta la hipótesis de que todos los organismos de la Tierra están relacionados y posibilita la transferencia de genes de un organismo a cualquier otro mediante Ingeniería Genética (*véase* el Capítulo 14).

## Durante la transcripción, se genera ARN a partir de ADN

En los eucariotas, la mayor parte del ADN se encuentra en el núcleo, pero la síntesis de proteínas se produce en los ribosomas del citoplasma. Por lo tanto, el mensaje genético debe transportarse de algún modo desde el núcleo hasta el citoplasma. El agente que transporta el mensaje genético es un tipo de ARN concreto conocido como **ARN mensajero** (**ARNm**), fabricado mediante **transcripción.**

La transcripción de un gen comienza cuando una enzima, la ARN-polimerasa, se une al ADN en un sitio específico denominado **promotor**, una secuencia de varias docenas de pares de nucleótidos localizada en un extremo de un gen (Figura 13.6). Entonces, las dos hebras de ADN se desenrollan parcialmente, y la ARN-polimerasa comienza a desplazarse a lo largo de la sección de ADN donde se encuentra el gen. A medida que la ARN-polimerasa se mueve, sintetiza un tramo de ARN utilizando una de las hebras de ADN como molde. Los nucleótidos que se añaden al ARN son complementarios a los nucleótidos de la hebra de ADN molde. Esto quiere decir que el ARN contiene C donde el molde contiene G, G donde el molde contiene C, A donde el molde contiene T, y U donde el molde contiene A. De este modo, la secuencia de nucleótidos específica que fabrica un gen se transcribe a una secuencia de nucleótidos complementaria en el ARN. (Las sustancias venenosas de nombre *amatoxinas* impiden el movimiento de la ARN-polimerasa a lo largo del ADN, bloqueando así la transcripción. Las amatoxinas están producidas por setas del género *Amanita* y son las responsables de la mayoría de los casos de muerte por envenenamiento con setas.)

La transcripción concluye cuando la ARN-polimerasa llega a un sitio llamado *terminador* o *de terminación*, cerca del extremo opuesto del gen. En ese punto, la ARN-polimerasa libera el nuevo ARN fabricado y se separa del ADN, y las dos hebras de ADN vuelven a enrollarse.

En los procariotas, el nuevo ARN fabricado está listo para ser traducido de manera inmediata. No obstante, en las plantas y otros eucariotas, el ARN (denominado *ARN heterogéneo nuclear*) ha de ser procesado y retirado del núcleo antes de poder traducirse. El procesamiento incluye retirar una o más secciones de nucleótidos del ARN. ¿Por qué se retiran? En los eucariotas, la mayor parte de los genes contienen regiones que codifican para proteínas interrumpidas por regiones que no codifican para proteínas (Figura 13.7). Las regiones codificadoras se denominan **exones**, porque con el tiempo se *ex*presarán en las proteínas. Las regiones no codificadoras se denominan **intrones**, porque *in*terrumpen las regiones codificadoras. Cuando la ARN-polimerasa se mueve a lo largo de un gen, transcribe el gen entero al ARN, incluidos intrones y exones. Mientras que el nuevo ARN fabricado aún está en el núcleo, se retiran los intrones del ARN y se empalman los exones. La retirada de los intrones tiene lugar en un complejo de pe-

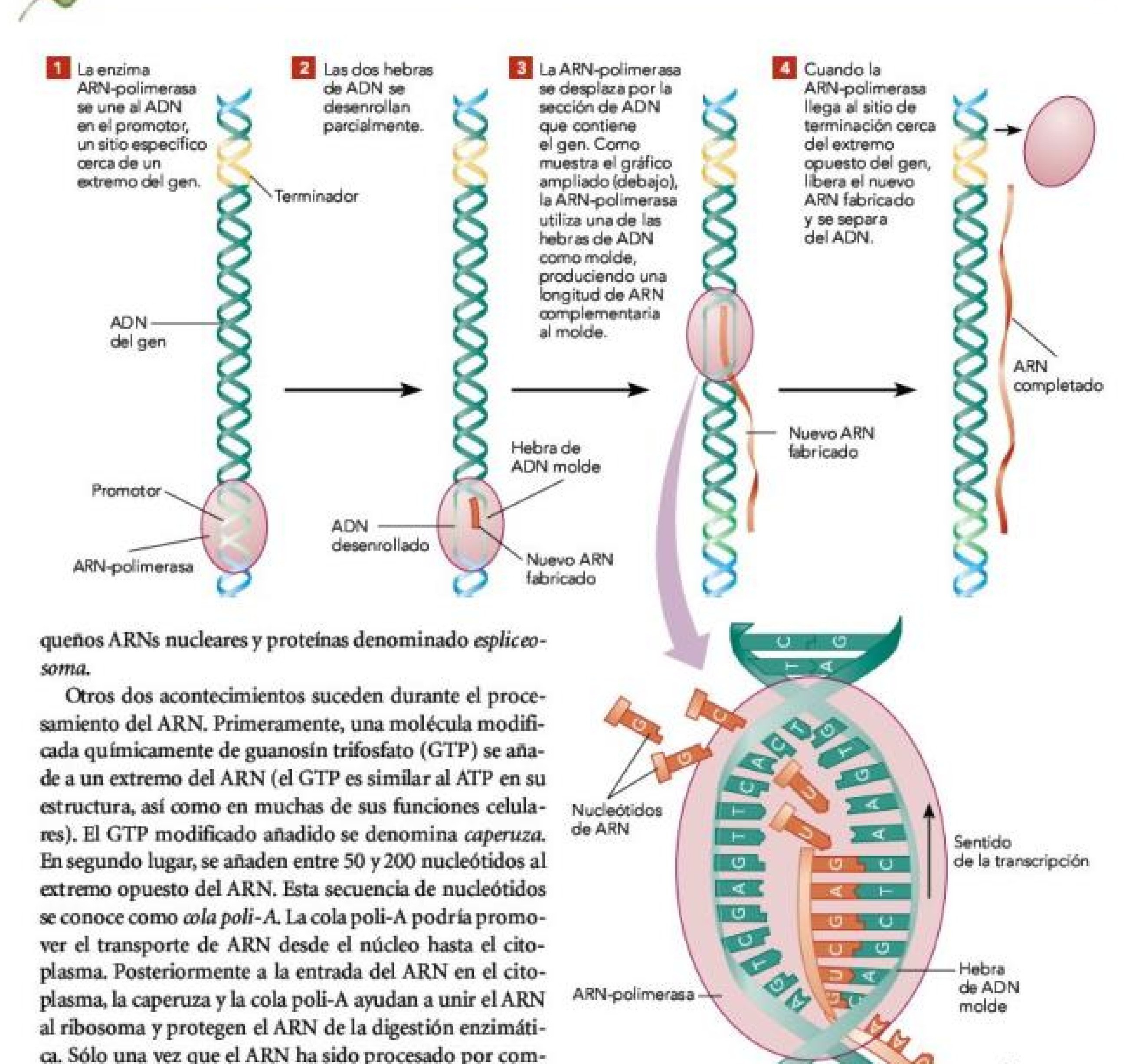



**Figura 13.6. Transcripción genética.**
La transcripción de un gen conlleva cuatro pasos.

queños ARNs nucleares y proteínas denominado *espliceosoma.*

Otros dos acontecimientos suceden durante el procesamiento del ARN. Primeramente, una molécula modificada químicamente de guanosín trifosfato (GTP) se añade a un extremo del ARN (el GTP es similar al ATP en su estructura, así como en muchas de sus funciones celulares). El GTP modificado añadido se denomina *caperuza.* En segundo lugar, se añaden entre 50 y 200 nucleótidos al extremo opuesto del ARN. Esta secuencia de nucleótidos se conoce como *cola poli-A.* La cola poli-A podría promover el transporte de ARN desde el núcleo hasta el citoplasma. Posteriormente a la entrada del ARN en el citoplasma, la caperuza y la cola poli-A ayudan a unir el ARN al ribosoma y protegen el ARN de la digestión enzimática. Sólo una vez que el ARN ha sido procesado por completo y ha accedido al interior del citoplasma, se dice que es *ARN mensajero (ARNm).* Entonces, está listo para ser traducido.

## Durante la traducción, se fabrica una proteína a partir de ARN mensajero

El segundo paso para convertir el código genético en proteínas es la **traducción.** Durante la traducción, la secuencia de nucleótidos del ARNm se convierte en una secuencia de aminoácidos de una proteína. La traducción precisa de la participación de los ribosomas, que están compuestos por proteínas y por otro tipo de ARN denominado *ARN ribosómico* (*ARNr*). Para la traducción, también son necesarios el ARNm y un tercer tipo de ARN, el **ARN de transferencia** (**ARNt**). Como muestra la Figura 13.8, las moléculas de ARNt contienen entre 70 y 80 nucleótidos.

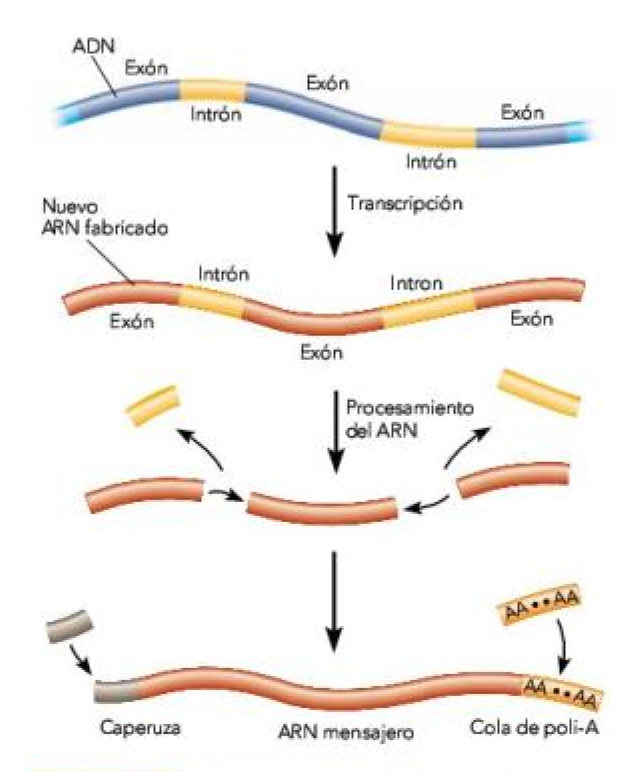



**Figura 13.7.** **Procesamiento de ARN después de la transcripción.**

Cuando un gen eucariótico se transcribe, tanto las regiones del gen que codifican (exones) como las que no codifican (intrones), son transcritas al ARN. El nuevo ARN fabricado es entonces procesado: los intrones se retiran, los exones se empalman, se añade una caperuza de GTP modificado a un extremo y una cola de poli-A al otro extremo. La molécula completamente procesada es ARN mensajero.

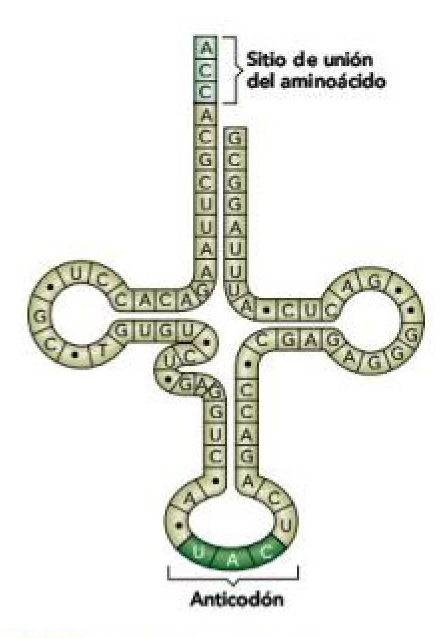



**Figura 13.8.** **ARN de transferencia.**

Una molécula de ARN de transferencia contiene entre 70 y 80 nucleótidos dispuestos para formar una estructura con tres bucles. En el bucle del medio, una secuencia de tres nucleótidos denominada *anticodón* es complementaria a un codón del ARNm. El extremo opuesto de la molécula de ARNt posee un sitio que puede unirse a un aminoácido. Cada uno de los 20 aminoácidos se une solamente a las moléculas de ARNt que poseen anticodones específicos.

El apareamiento de bases entre los nucleótidos pliega cada molécula de ARNt hasta que adopta una forma que presenta tres bucles. El bucle del medio contiene un triplete de nucleótidos denominado **anticodón**, que es complementario a uno de los codones del ARNm. En el otro extremo de una molécula de ARNt, se encuentra un sitio donde puede unirse un aminoácido. Las enzimas del citoplasma ligan cada uno de los 20 aminoácidos con moléculas de ARNt que poseen anticodones específicos. Por ejemplo, las moléculas de ARNt que poseen el anticodón UAC están ligadas al aminoácido metionina. Como su nombre sugiere, el ARNt se encarga de transferir aminoácidos específicos a los ribosomas a medida que se fabrican las proteínas.

La traducción comprende tres etapas: iniciación, elongación y terminación (*véase* la Figura 13.9). En la iniciación, **1** una molécula de ARNm se une a un fragmento ribosómico conocido como *subunidad ribosómica pequeña*. Una molécula de ARNt con el anticodón UAC se une entonces al codón de «inicio» (AUG) en el ARNm. Como apuntamos anteriormente, esta molécula de ARNt transporta el aminoácido metionina. Seguidamente, **2** otro fragmento ribosómico, la *subunidad ribosómica grande*, se une a la subunidad pequeña, formando un ribosoma completo. La molécula de ARNm se halla en una estría existente entre las dos subunidades ribosómicas.

La etapa de elongación comienza cuando una segunda molécula de ARNt se ubica al lado de la primera **3**. Si la segunda molécula de ARNt posee un anticodón complementario al segundo codón del ARNm, se formarán enlaces de hidrógeno entre el codón y el anticodón. Por ejemplo, si el segundo codón es AAG, el anticodón complementario es UUC. Tan pronto como una segunda molécula de ARNt con su anticodón complementario se posiciona, una enzima crea un enlace peptídico entre los aminoácidos de la

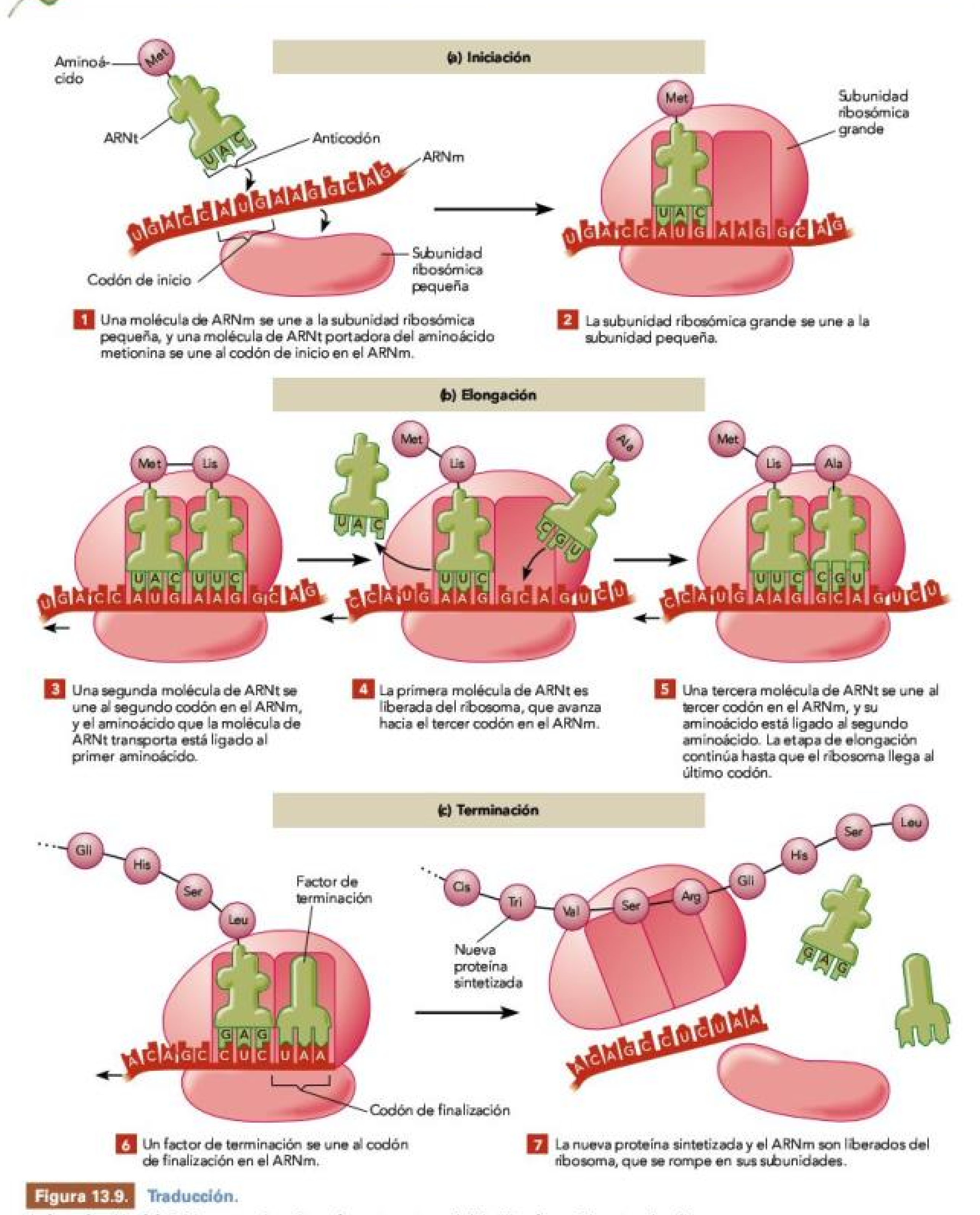



**Figura 13.9.** **Traducción.**

En la traducción del ARNm a proteínas tienen lugar tres etapas: iniciación, elongación y terminación.

primera y la segunda molécula de ARNt. 4 Cuando esto sucede, la primera molécula de ARNt se separa del codón de inicio, dejando su aminoácido (metionina) unido al segundo aminoácido. Entonces, el ribosoma avanza a lo largo de la molécula de ARNm hasta el tercer codón, y el proceso de elongación se repite. 5 La elongación continúa hasta que se añade un aminoácido por cada codón en la molécula de ARNm. La adición de cada aminoácido tarda sólo unos 60 milisegundos.

Si la proteína que se está sintetizando va a utilizarse en el citoplasma o en las mitocondrias, cloroplastos o el núcleo, el ribosoma permanece libre en el citoplasma durante la etapa de elongación. Sin embargo, si la proteína se destina a ser exportada de la célula o a ser insertada en las membranas celulares, el ribosoma se moverá hacia el retículo endoplásmico (RE) a medida que la traducción prosigue. Una secuencia de unos 20 aminoácidos al inicio de tales proteínas forma un *péptido-señal* que dirige al ribosoma hacia el RE. Recordemos del Capítulo 2 que el RE sirve de sitio de síntesis y unión para estas proteínas.

La etapa de terminación de la traducción se produce cuando el ribosoma encuentra un codón de finalización (UAA, UAG o UGA) en la molécula de ARNm. 6 No hay moléculas de ARNt para los codones de finalización; en su lugar, una proteína conocida como *factor de terminación* o *liberación* se une al codón de finalización. El factor de terminación rompe la unión entre la última molécula de ARNt y la cadena de aminoácidos, ya una proteína. 7 La nueva proteína sintetizada y la molécula de ARNm son liberadas del ribosoma, que se separa en sus subunidades pequeña y grande, y se completa la traducción.

## Las mutaciones pueden causar cambios en la expresión genética

La transcripción y la traducción convierten la información codificada en nucleótidos del ADN en información codificada en aminoácidos de las proteínas. Entonces, debería resultar obvio que cualquier cambio en el orden o estructura del ADN de una célula pudiera dar origen a un cambio en las proteínas que la célula fabrica. Los cambios en el orden o estructura del ADN se denominan **mutaciones**. Puesto que la mayor parte de las proteínas son enzimas, las mutaciones suelen afectar a la estructura de las enzimas y a su capacidad para catalizar reacciones específicas. Extensivamente, las diferencias genéticas entre individuos en las poblaciones surgen originariamente a causa de mutaciones.

El tipo de mutación más simple y frecuente, una **mutación puntual**, es un cambio en un nucleótido del ADN. Las mutaciones puntuales también se denominan **polimorfismos de un solo nucleótido** (**SNPs** por sus siglas en inglés, *single nucleotide polymorphisms*, pronunciado y escrito normalmente como «**snips**»). Las mutaciones puntuales incluyen sustituciones, inserciones y supresiones. La *sustitución* se produce cuando un nucleótido es reemplazado por otro nucleótido, como cuando C es reemplazado por A. Cuando un gen que presenta sustitución es transcrito, el ARN producido también presentará una sustitución. Por ejemplo, sustituir C por A en un gen da lugar a una molécula de ARN que posee U donde normalmente tendría que haber G (Figura 13.10). Este cambio en el ARN podría hacer que el codón que contiene la sustitución codifique para un aminoácido diferente. Por ejemplo, al cambiar el codón CGA, que codifica para la arginina, por CUA, dará lugar a un codón que codifica para la leucina. Cuando el ARN mutante es traducido, la proteína resultante poseerá leucina en el lugar donde la proteína normal posee arginina. Si la proteína es una enzima, la sustitución del aminoácido podría afectar a la forma del sitio activo y a la actividad catalítica de la enzima. La enzima modificada podría ser incapaz de catalizar una reacción o podría llevarla a cabo menos rápida o específicamente que la enzima normal. Alternativamente, el cambio en la composición del aminoácido podría hacer que la enzima fuera *más* eficaz como catalizadora. En cualquiera de ambos casos, la fisiología o anatomía del organismo puede verse alterada como resultado.

Sin embargo, no todas las sustituciones de nucleótidos originan cambios en la función proteínica. En primer lugar, para la mayoría de aminoácidos codifica más de un codón, por lo que el cambio de un nucleótido en un codón no siempre hace que el codón codifique para un aminoácido diferente. Por ejemplo, cambiar el codón CGG del ARN por CGU no tendrá efecto alguno sobre la proteína que se sintetiza, ya que tanto CGG como CGU codifican para la arginina. Los polimorfismos de un solo nucleótido de este tipo se conocen como *mutaciones silenciosas*. Incluso cuando la sustitución del nucleótido tiene como resultado una proteína con un aminoácido diferente, la función de dicha proteína podría no verse afectada. Éste sería el caso si el aminoácido sustituido y el que se sustituye poseen propiedades similares, o si el cambio de aminoácido se produce lejos de una parte importante de la proteína, como el sitio activo. Las mutaciones que no afectan a la función proteínica se conocen como *mutaciones neutras*.

Las *inserciones* y *supresiones* se producen cuando se añade o retira un nucleótido del ADN, respectivamente.

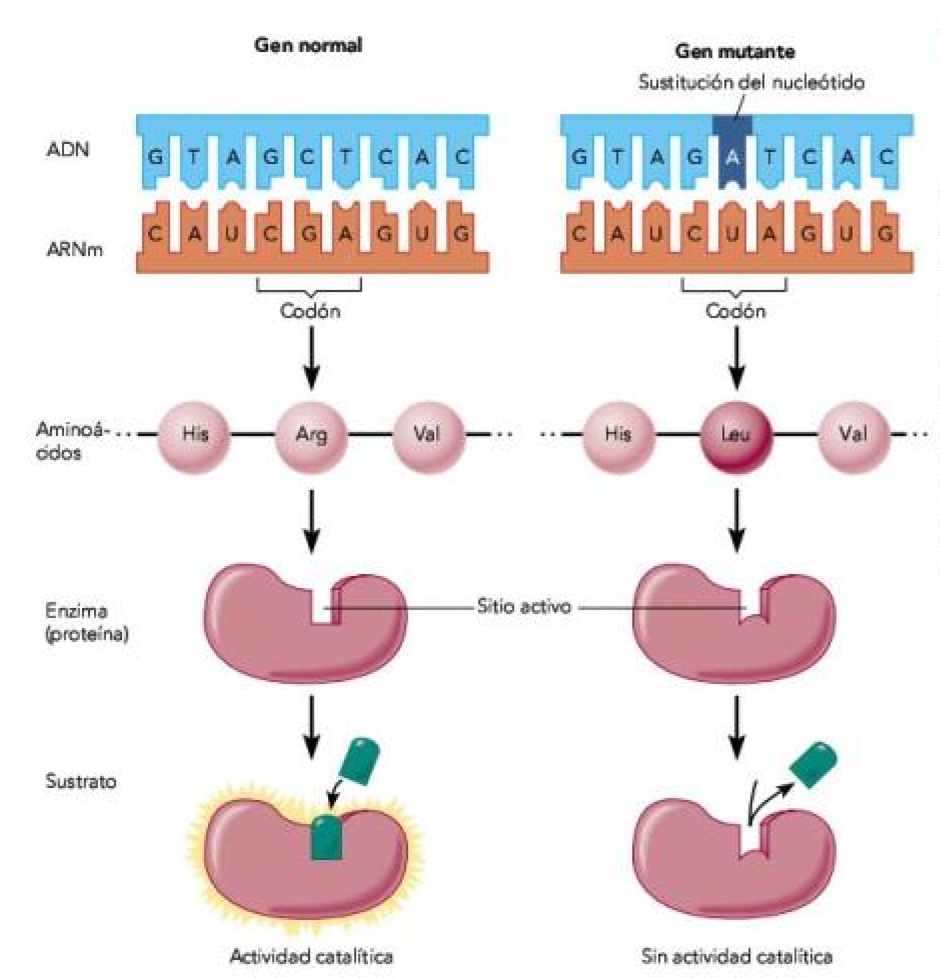



**Figura 13.10. Modificación de la función proteínica por sustitución de nucleótido.** Cuando un solo nucleótido en un gen cambia de C a A, la transcripción produce una molécula de ARNm que posee U en lugar de G. Como resultado, un codón de ARNm que normalmente codifica para la arginina ahora codifica para la leucina. Cuando el ARNm se traduce, este cambio de un único aminoácido puede dar lugar a una enzima que presenta una forma anormal cerca de su sitio activo. La enzima puede carecer de actividad catalítica, pues el sustrato no puede unirse al sitio activo.

Cuando estas mutaciones puntuales tienen lugar en un exón, casi siempre poseen un efecto notable en la proteína producida. Para comprender por qué, consideremos una secuencia de ADN que consiste en cuatro codones: GTG-TCG-CAT-TTG. La secuencia de ARN complementaria sería CAC-AGC-GUA-AAC, que se traduciría a la secuencia de aminoácidos histidina-serina-valina-asparagina. Ahora supongamos que se inserta un nucleótido C después de T en el primer codón de ADN. Esta inserción provocaría que la posición de los codones se desplazara un nucleótido: GTC-GTC-GCA-TTT-G... Los codones en el ARN serían entonces CAG-CAG-CGU-AAA-C..., los cuales codificarían para una secuencia de aminoácidos muy diferente: glutamina-glutamina-arginina-lisina. Un desplazamiento de codones similar se produce cuando se suprime un nucleótido de una secuencia de ADN. Como las inserciones y supresiones hacen que los codones se desplacen, estas mutaciones puntuales se conocen como **mutaciones de desplazamiento del marco de lectura.**

En los procariotas y eucariotas se han identificado miles de mutaciones puntuales. Si tenemos en cuenta que un típico eucariota posee de 15.000 a 50.000 genes, y cada uno de éstos contiene a su vez entre cientos y miles de nucleótidos, podremos fácilmente deducir que el número de mutaciones puntuales posibles es impresionante.

Las **mutaciones cromosómicas** afectan a más de un nucleótido. Implican cambios en, al menos, dos nucleótidos, pero suelen afectar a cientos de nucleótidos o, incluso, a cromosomas completos. Las mutaciones cromosómicas pueden producir cuatro tipos de modificaciones en la estructura cromosómica: supresiones, en las que se pierde todo o parte del cromosoma; duplicaciones, en las que existe una copia extra de un cromosoma o de una de sus partes; inversiones, en las que se retira parte de un cromosoma y se vuelve a unir en una orientación opues-

ta y translocaciones, en las que se une parte de un cromosoma a un cromosoma no homólogo. Dependiendo de su longitud, estas alteraciones pueden afectar a uno o más genes.

Las mutaciones que afectan a cromosomas completos pueden dar origen a células que poseen muy pocas o demasiadas copias de determinados cromosomas, una condición que se denomina **aneuploidía**. La aneuploidía suele estar causada por la **no disyunción**, el fallo de las cromátidas hermanas o cromosomas homólogos al separarse durante la mitosis o la meiosis (*véanse* los Capítulos 2 y 6). La no disyunción produce una célula hija que posee una copia extra de un cromosoma y una célula hija que no tiene ninguna. La aneuploidía que se origina a partir de la no disyunción durante la meiosis suele ser letal, pues bloquea el desarrollo en una fase temprana. Con todo, los botánicos han sido capaces de producir líneas de ciertas plantas, como el trigo, que no poseen ninguna o poseen una o tres copias de cromosomas específicos. Estas líneas aneuploides son útiles en la identificación de los genes localizados en cada cromosoma.

La **poliploidía** se produce cuando las células cuentan con más de dos juegos completos de cromosomas. Las células con tres juegos se dicen triploides ($3n$), mientras que las que poseen cuatro juegos son tetraploides ($4n$). La **tetraploidía** puede inducirse en algunos organismos mediante el alcaloide colchicina, obtenido del cólchico (*Colchicum autumnale*). La colchicina impide la formación del huso durante la mitosis o la meiosis. Sin un huso activo, las cromátidas no pueden separarse y terminan todas en una célula hija, que posee el doble del número de cromosomas normal.

Las sustancias químicas, la radiación y los fallos enzimáticos durante la replicación del ADN pueden originar mutaciones. Las sustancias químicas interactúan directamente con el ADN para provocar cambios en las bases de nucleótidos, que en consecuencia son mal leídas en la transcripción. La radiación en forma de energía ultravioleta (UV), de nivel de energía relativamente bajo, hace que se formen enlaces entre las bases de nucleótidos adyacentes en una hebra de ADN, con lo que la ARN-polimerasa lee erróneamente la secuencia de nucleótidos. En contrapartida, la radiación de gran energía (rayos gamma y rayos X) rompe los cromosomas en piezas, y las piezas carentes de centrómero suelen perderse durante la división celular. La capa de ozono de la atmósfera terrestre filtra una gran cantidad de la luz UV del Sol, reduciendo así la tasa de mutaciones de manera considerable. Sin embargo, la capa de ozono no bloquea la radiación de gran energía.

### Repaso de la sección

1. **¿Cómo logró la investigación de Beadle y Tatum relacionar de manera específica los genes y las enzimas?**
2. **¿Cuántos nucleótidos son necesarios al codificar para un aminoácido?**
3. **¿Qué moléculas se producen en la transcripción? ¿Qué moléculas se producen en la traducción?**
4. **¿Qué otro nombre reciben los polimorfismos de un solo nucleótido?**

# Expresión genética diferencial

El desarrollo de una planta a partir de un óvulo fecundado sigue un patrón específico de división y diferenciación celulares conocido como *embriogénesis*. Durante la formación de un organismo pluricelular, como un vegetal, se desarrollan numerosos tipos de células. Cada tipo de célula necesita un juego específico de proteínas determinado por las funciones de las que está a cargo. Es más, las células de un tipo pueden necesitar distintas proteínas durante los diferentes estadios del ciclo vital de un organismo o, incluso, en los distintos momentos del día, según varían las condiciones ambientales. Aunque cada tipo de célula contiene todos los genes del organismo, no los expresa todos. Por el contrario, las células expresan sólo aquellos genes que codifican para las proteínas que necesitan. Esta selección de ciertas partes de la información genética de un organismo se denomina *expresión genética —o génica— diferencial*. Es probable que evolucionara porque las células que la presentaban eran mucho más eficaces, en términos energéticos, que las células que producían proteínas que no necesitaban, así como las que sí precisaban.

## Existen varios niveles de control de la expresión genética

Las células ejercen la expresión genética diferencial en cada paso comprendido entre la lectura del código genético y la utilización de proteínas. Se impide o desactiva la transcripción para algunos genes, y se activa o pone en marcha para otros. El procesamiento del nuevo ARN fabricado para su conversión en ARNm puede ser facilitado o inhibido. Una vez que el ARNm se introduce en el citoplasma, las enzimas pueden traducirlo, ignorarlo o destruirlo. Con frecuencia, las proteínas sintetizadas durante la traducción no están activas al separarse del ribo-

soma. Puede que necesiten ser modificadas químicamente, divididas en una o más piezas, o transportadas a una parte específica de la célula. Generalmente, los genes que codifican para las proteínas que la célula puede necesitar con poca antelación se transcriben y su ARNm se traduce, pero las proteínas resultantes permanecen inactivas hasta que son necesarias. Los genes que codifican para las enzimas implicadas en la síntesis de ATP o en cualquier otro aspecto del suministro de energía suelen incluirse en esta categoría. En contrapartida, los genes cuyos productos son necesarios con menor urgencia suelen controlarse en la transcripción. Un buen ejemplo de estos genes en los vegetales son algunos implicados en la floración y en otros acontecimientos de desarrollo a largo plazo.

## Las proteínas reguladoras controlan la transcripción

Hemos visto que la transcripción de un gen eucariótico comienza cuando la ARN-polimerasa se une al promotor, una región del ADN cerca del gen. La unión de la ARN-polimerasa al promotor no puede producirse sin la colaboración de un conjunto de otras proteínas denominadas **factores de transcripción**. Algunos factores de transcripción se unen al ADN, otros se unen a la ARN-polimerasa, y otros se unen entre sí. Juntos, los factores de transcripción y la ARN-polimerasa forman un complejo proteínico que hace posible la transcripción. En los eucariotas, la mayoría de los factores de transcripción estimulan la transcripción, aunque algunos la inhiben, reduciendo así la expresión de algunos genes.

Además del promotor para cada gen, los cromosomas eucarióticos poseen otros segmentos de ADN específicos donde los factores de transcripción pueden unirse. Estos segmentos se conocen como **elementos de control**, pues la unión de los factores de transcripción a ellos ejerce un control sobre la expresión de uno o más genes. Los elementos de control no siempre están localizados cerca de los genes que controlan. De hecho, puede haber miles de nucleótidos del promotor en cada extremo de un gen.

¿Cómo puede un elemento de control localizado lejos de un gen influir en la transcripción de dicho gen? Esta cuestión es en la actualidad objeto de profunda investigación. El modelo de la Figura 13.11 presenta una posible explicación. De acuerdo con este modelo, el plegamiento del ADN atrae a los elementos de control alejados del promotor, permitiendo así que los factores de transcripción unidos a estos elementos de control interactúen con la ARN-polimerasa y otros factores de transcripción en el promotor.

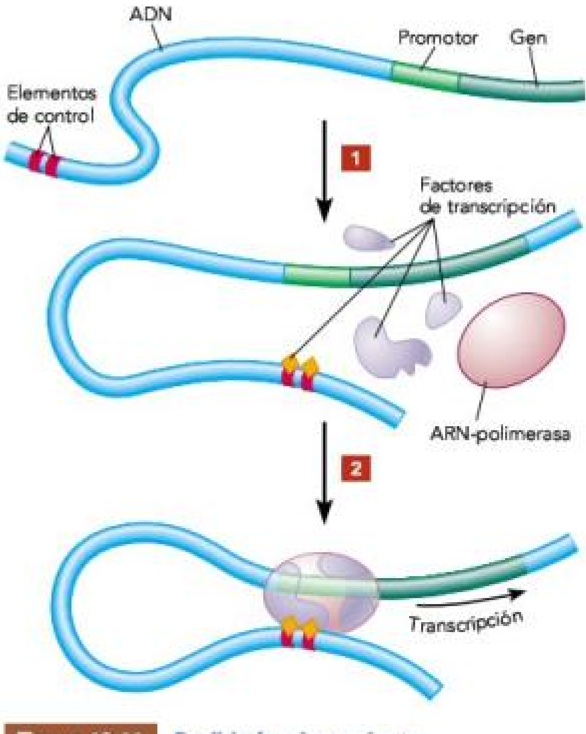



**Figura 13.11. Posible funcionamiento de los elementos de control.**

Los elementos de control son segmentos de ADN que participan en el control de la transcripción de genes, que pueden encontrarse a una distancia de miles de nucleótidos. De acuerdo con el modelo aquí mostrado, los elementos de control se acercan al promotor de un gen cuando el ADN se pliega (paso 1). Los factores de transcripción pueden entonces unirse a los elementos de control, al promotor, a la ARN-polimerasa y entre sí, permitiendo que el gen se transcriba.

En los procariotas, los genes relacionados con los procesos fisiológicos normales se sitúan uno al lado del otro, junto con los promotores y otros elementos de control, en el cromosoma único, circular, y se conocen como *operón*. Los genes de un operón se transcriben como un grupo. Estos grupos de genes codifican para enzimas necesarias todas a un tiempo. Los elementos de control cercanos a cada grupo determinan si los genes serán o no transcritos, así como la rapidez de la transcripción, si se produce. Salvo en contadas excepciones, en los cromosomas eucarióticos no existen estos grupos de genes. Por el contrario, los genes eucarióticos implicados en un proceso fisiológico determinado suelen repartirse entre va-

rios cromosomas. No obstante, dichos genes pueden expresarse como un grupo si están controlados por el mismo tipo de elemento de control. La unión de factores de transcripción específicos para ese tipo de elemento de control provocará que todos los genes se transcriban simultáneamente.

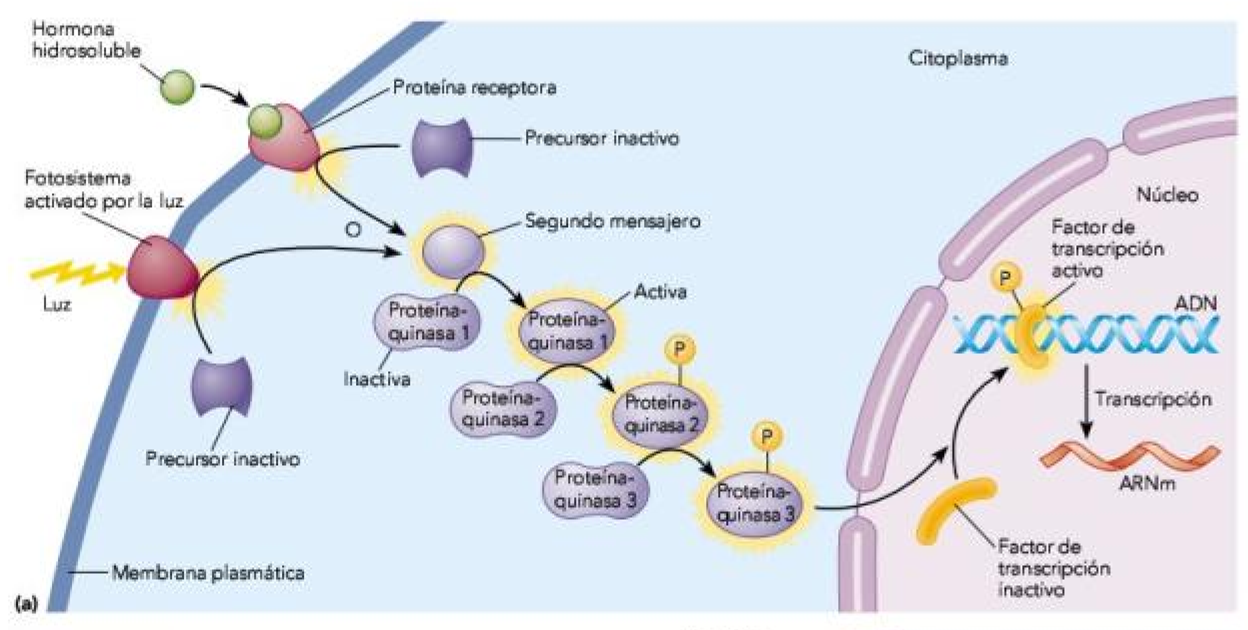
## Las hormonas y la luz pueden activar determinados factores de transcripción

Con frecuencia, algunos factores ambientales, como la luz, la temperatura, la gravedad y el viento, afectan al crecimiento y desarrollo vegetales al causar la producción o el movimiento de una hormona que a su vez activa enzimas o genes. Cualquier proteína que se una a un elemento de control es, por definición, un factor de transcripción. En los eucariotas se han identificado cientos de factores de transcripción. Entre ellos se incluyen proteínas que se activan cuando una hormona o la luz interactúan con una célula. Una hormona es una sustancia producida por las células, en una parte del organismo pluricelular, que influye en la función de las células, en otra parte del organismo. En el Capítulo 3, nos encontramos con una fitohormona, la auxina, que se produce en los meristemos apicales o cerca de ellos, y suprime el crecimiento y la producción de auxina de las yemas axilares. La auxina también promueve la formación del tejido vascular en las raíces y vástagos. En el Capítulo 11, estudiamos varias hormonas que controlan otros procesos de desarrollo. En los vegetales, al menos seis hormonas y tres colores de la luz afectan al crecimiento y al desarrollo de varias maneras.

De manera general, las hormonas y la luz pueden activar los factores de transcripción mediante un mecanismo general común. Una hormona se une a una proteína receptora o una proteína absorbe luz. En ambas situaciones, la proteína se localiza en la membrana plasmática de la célula destino. Esta interacción entre una hormona o la luz y una proteína en la superficie externa de una célula pone en marcha una cadena de acontecimientos que tiene lugar en el interior de la célula y que, por ende, provoca algún cambio en la actividad de dicha célula. La serie de pasos que asocian al receptor con un cambio en la actividad se denomina **ruta de transducción de señales**, pues transduce o cambia la forma de la señal que llevan la hormona o la luz por una respuesta celular. Los fotosistemas que activan las rutas de transducción de señales engloban las flavinas o carotenoides, que absorben luz azul, y el fitocromo, un complejo proteínico de pigmentos que absorbe luz roja o luz roja lejana (infrarroja).

Los pasos de una ruta de transducción de señales aparecen en un diagrama en la Figura 13.12a. Al inicio de la ruta, la unión de hormonas o la absorción de luz da lugar a la producción de una sustancia específica en el citoplasma. La hormona o luz sirven como «primer mensajero», y la sustancia citoplásmica producida se denomina **segundo mensajero**. Entre los segundos mensajeros están el AMP (adenosín monofosfato) cíclico, diacilglicerol, inositol trifosfato (IP3), así como iones de calcio. El segundo mensajero en cuestión activa un tipo de enzima denominada **proteína-quinasa**, que fosforila otras proteínas (transfiere los grupos fosfato del ATP a las últimas). Existen muchas variedades de proteína-quinasa, cada una de ellas específica para un cierto sustrato. En las rutas de transducción de señales, el sustrato de la proteína-quinasa que activa el segundo mensajero suele ser otra proteína-quinasa. Generalmente, la fosforilación de la segunda proteína-quinasa activa esa enzima, que entonces fosforila y activa una tercera proteína-quinasa, y así sucesivamente. Puede haber varias proteína-quinasas en una ruta de transducción de señales. La proteína-quinasa final de la ruta puede activar directamente una enzima o puede acceder al núcleo y activar un factor de transcripción, que luego puede unirse a un elemento de control y regular la transcripción de un gen.

En las rutas de transducción de señales se producen muchas variaciones. Por ejemplo, una proteína G podría transmitir el mensaje a la enzima que produce el segundo mensajero. Los iones de calcio podrían activar una proteína reguladora de nombre *calmodulina*. En ocasiones, las hormonas o la luz podrían iniciar más de una ruta de transducción de señales a la vez. Por ejemplo, en las semillas germinantes de gramíneas, la hormona giberelina inicia una ruta de transducción de señales para sintetizar la enzima α-amilasa, que rompe el almidón en azúcar, que utiliza el embrión como fuente de energía. La giberelina también inicia una segunda ruta de transducción de señales, para estimular la secreción de la enzima por parte de las células que la producen. Como ejemplo de ruta de transducción típica en los vegetales, pensemos en el efecto de una sequía sobre los estomas. Cuando el vegetal experimenta una pérdida excesiva de agua a través de los estomas, el incremento de la hormona ácido abscísico en las hojas hace que las células oclusivas pierdan agua y que los estomas se cierren. Las rutas de transducción de señales para la acción del ácido abscísico en este sistema conllevan una serie de pasos, cuyo desenlace es la pérdida de agua



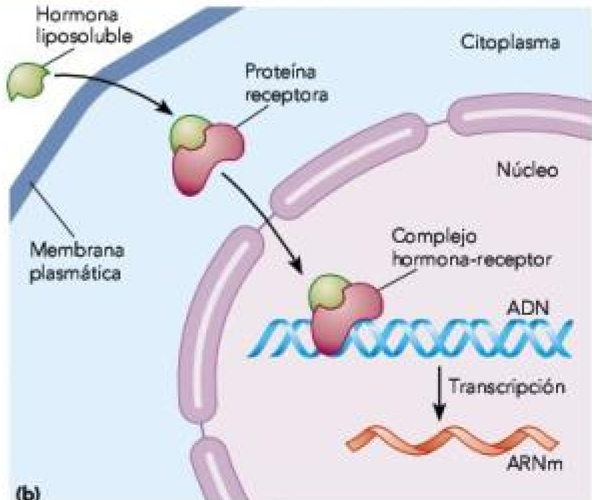




**Figura 13.12. Dos mecanismos de activación de los factores de transcripción: las hormonas y la luz.**

(**a**) La mayoría de las hormonas hidrosolubles se unen a las proteínas receptoras en la membrana plasmática. La señal transportada por estas hormonas se transmite al núcleo mediante una ruta de transducción de señales. La unión de esta hormona a su receptor activa un segundo mensajero citoplásmico, que a su vez activa una proteína-quinasa. La proteína-quinasa activada añade un grupo fosfato (Ⓟ) a una segunda proteína-quinasa, activándola. La segunda proteína-quinasa hace lo mismo con una tercera, que se introduce en el núcleo y activa un factor de transcripción. El factor de transcripción activado se une a un elemento de control, lo que promueve la transcripción. Las rutas de transducción de señales también se activan cuando determinadas proteínas de la membrana absorben luz. (**b**) La mayoría de las hormonas liposolubles se unen a proteínas receptoras en el citoplasma de las células destino. El complejo hormona-receptor se adentra en el núcleo y actúa como un factor de transcripción, promoviéndola.

por parte de las células oclusivas (*véase* el cuadro *El fascinante mundo de las plantas* en la siguiente página).

## Repaso de la sección

1. **Menciona algunos pasos específicos en los que se puede controlar la actividad genética.**
2. **¿Qué diferencia hay entre un elemento de control y un factor de transcripción?**
3. **Explica las funciones de los segundos mensajeros y las proteína-quinasas en las rutas de transducción de señales.**

# Identificación de los genes que afectan al desarrollo

Los genes controlan todas las actividades de un vegetal, incluidos el crecimiento y desarrollo, la reproducción sexual y sus respuestas a los estímulos ambientales. Una manera de identificar los genes que afectan al desarrollo es localizar vegetales con mutaciones que alteran algún aspecto de dicho desarrollo. Ya hemos visto algunas de estas mutaciones en capítulos anteriores. Por ejemplo, las mutaciones que afectan a la formación de tricomas o a la formación de tra-

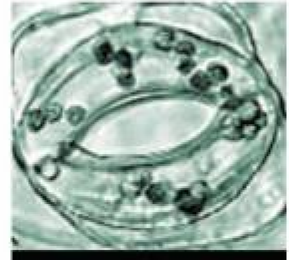


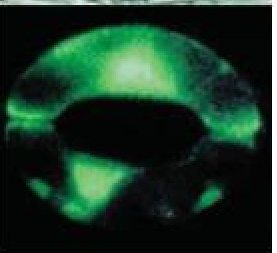
EL FASCINANTE MUNDO DE LAS PLANTAS

## El cierre de los estomas en respuesta a una sequía es un ejemplo de ruta de transducción de señales

En los últimos años, los investigadores han aprendido mucho acerca de las rutas de transducción de señales en los vegetales. Tomemos como ejemplo el cierre de los estomas en respuesta a una sequía. Cuando una planta experimenta una pérdida significativa de agua por la transpiración a través de los estomas, el ácido abscísico, que se produce en las raíces y hojas, se transporta a las células oclusivas que rodean las aperturas de los estomas:

1. El ABA se une a las proteínas receptoras celulares en las membranas de las células oclusivas que rodean a los estomas e inicia, al menos, dos rutas de transducción.
2. Entre los componentes de las rutas de transducción se encuentran proteína-quinasas, proteínas G e IP3, además de otros componentes. El orden exacto de éstos es objeto de investigación.
3. Una ruta de transducción conduce a la apertura de canales de $Ca^{+2}$ en la membrana celular, lo que permite al $Ca^{+2}$ acceder al citoplasma.
4. Otra ruta de transducción conduce a la apertura de canales de $Ca^{+2}$ en el tonoplasto, lo que permite al $Ca^{+2}$ acceder al citoplasma.
5. El $Ca^{+2}$ hace que el $Cl^-$ abandone la célula, e impide que el $K^+$ entre en ella.
6. El $Ca^{+2}$ hace que el nivel de $H^+$ de la célula descienda.





Visualización del calcio en las células oclusivas.

7. La disminución de $H^+$ en la célula hace que el $K^+$ salga de la célula.
8. La nueva pérdida de K+ y $Cl^-$ de la célula reduce la concentración osmótica, por lo que el agua abandona la célula.
9. Las células cambian de forma con la pérdida de agua y, como resultado, los estomas se cierran.

Los científicos que investigan la acción del ABA en las células oclusivas tienen a su disposición varias técnicas interesantes que les ayudan en su investigación. En una de las técnicas, el incremento de $Ca^{+2}$ en las células oclusivas se visualiza utilizando compuestos que se colorean en presencia de calcio. Otra de las técnicas hace uso de las llamadas moléculas atrapadas o enjauladas. Los científicos creen que estas moléculas podrían estar implicadas en una de las rutas de transducción. Se dice que están atrapadas porque están unidas a moléculas transportadoras que les permiten la entrada a las células, pero que bloquean su actividad. Las moléculas transportadoras se retiran de diversas formas, como con un destello de luz ultravioleta. A continuación, los científicos observan si la molécula en cuestión posee un efecto sobre la concentración de $Ca^{+2}$, por ejemplo, o sobre el cierre de los estomas. Luego, si una célula oclusiva es tratada con IP3 atrapado, cuando éste se libera, el contenido de calcio en las células aumenta con rapidez.

queidas en el tejido xilemático. Las mutaciones también afectan al número y patrón de los estomas en las hojas. Los científicos comparan las proteínas de plantas que presentan mutaciones en el desarrollo con las proteínas de plantas normales, con el fin de encontrar diferencias en proteínas concretas. Una vez han identificado una de estas proteínas, estudian sus interacciones con otras moléculas, y tratan de articular una secuencia de acontecimientos moleculares que explique exactamente cómo la proteína y el gen que codifica para ella afectan al desarrollo.

Los científicos utilizan al menos dos métodos más para localizar los genes implicados en el desarrollo. El primer método, denominado *localización de genes*, se estudia a continuación. El segundo recurre al uso de chips de ADN, como se detalla en el cuadro *Biotecnología* de la página 333.

## Los experimentos con *Arabidopsis* explican el uso de las mutaciones para comprender el desarrollo vegetal

Una pequeña mala hierba de la familia de la mostaza, *Arabidopsis thaliana* (*véase* el Capítulo 12), se ha convertido en el vegetal favorito de los botánicos para el estudio del control genético del desarrollo. El corto ciclo vital del vegetal, su resistencia, la elevada producción de semillas y el número relativamente pequeño de genes son algunas de las características que lo hacen idóneo para los experimentos genéticos.

La Figura 13.13 resume un típico plan experimental que ha sido utilizado con *Arabidopsis* para producir e identificar mutantes del desarrollo. Grandes cantidades de se-




**Figura 13.13.** Identificación de mutantes en *Arabidopsis*.

millas son tratadas con una sustancia química que provoca mutaciones en lugares al azar del ADN del embrión, en el interior de la semilla. Algunas de las mutaciones afectarán a las células del meristemo apical del vástago, dando lugar a sectores mutantes en la planta adulta. Cuando las flores producidas por estos sectores se autopolinicen, un cuarto de sus semillas será homozigótica para la mutación, una mitad será heterozigótica y la cuarta parte restante carecerá de mutación. Si la mutación es recesiva, su efecto sobre los vegetales que se desarrollan a partir de estas semillas será visible en los vegetales que son homozigóticos para la mutación. Aunque la mutación puede ser letal cuando se trata de un homocigótico, puede mantenerse en las plantas heterozigóticas.

Cientos de genes que rigen el desarrollo embrionario en *Arabidopsis* han sido identificados gracias a experimentos como el aquí descrito. Algunos de estos genes afectan al patrón apical-basal de la plántula. Otro grupo de genes regula la transición de un ápice vegetativo hasta convertirse en un ápice floral en función de la duración del día. Al menos un gen controla el número de partes de la flor en cada serie de hojas modificadas que forma la flor (recordemos del Capítulo 6 que las flores están compuestas por varias series de hojas modificadas, denominadas *sépalos*, *pétalos*, *estambres* y *carpelos*). Tres genes más, conocidos como *genes de identidad de los órganos florales*, codifican para los factores de transcripción implicados en la determinación de la identidad de las partes de la flor. Las mutaciones en los genes de identidad de los órganos florales pueden provocar que una parte de la flor se desarrolle donde normalmente se desarrollaría otra parte (Figura 13.14a). Las hojas son el emplazamiento primario de la fotosíntesis, y esto hace de las funciones de distribución y transporte de los nervios un campo de estudio muy importante. (Figura 13.14b). Las mutaciones en los sistemas de distribución vascular se estudian en los cotiledones, los órganos a modo de hojas formados en la embriogénesis con patrones de nervadura simples.

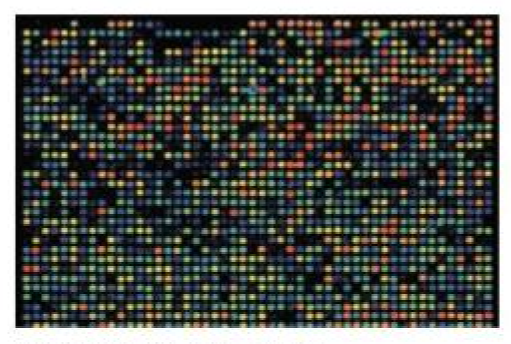
## Los transposones pueden utilizarse para localizar los genes que afectan al desarrollo

Los cromosomas tanto de procariotas como de eucariotas contienen fragmentos de ADN denominados **transposones**, que pueden moverse de un lugar a otro o producir copias de sí mismos que se mueven hacia otros lugares. Los transposones, que en un principio se denominaron «genes que saltan» o «genes móviles», fueron definidos por primera vez en la década de 1940 por la genetista del maíz Barbara McClintock (Figura 13.15). Los transposones más simples contienen un único gen que codifica para la transposasa, una enzima necesaria para que el transposón se mueva. Otros transposones contienen genes adicionales y

BIOTECNOLOGÍA

## Chips de ADN

Los chips de ADN son un nuevo método para la identificación de los genes que se expresan en un tipo de célula o tejido determinados. La ventaja de este método es que puede estudiar miles de genes al mismo tiempo. Los pasos que a continuación se relatan describen cómo se prepara un chip de ADN y cómo puede utilizarse para investigar la expresión de los genes en los vegetales.



Vista ampliada de un chip de ADN.

**1** Una pequeña cantidad de ADN monocatenario o de una sola hebra extraído de cada gen de un vegetal se deposita en un punto microscópico de una lámina portaobjetos de cristal. Generalmente, el ADN situado en cada punto consta de una secuencia corta, única, de nucleótidos contenidos en un gen. Miles de puntos, cada uno de ellos representando un gen diferente, se disponen en forma de cuadrícula en la lámina. La cuadrícula, denominada chip o micromatriz de ADN, no es mayor que una moneda de diez céntimos de euro.

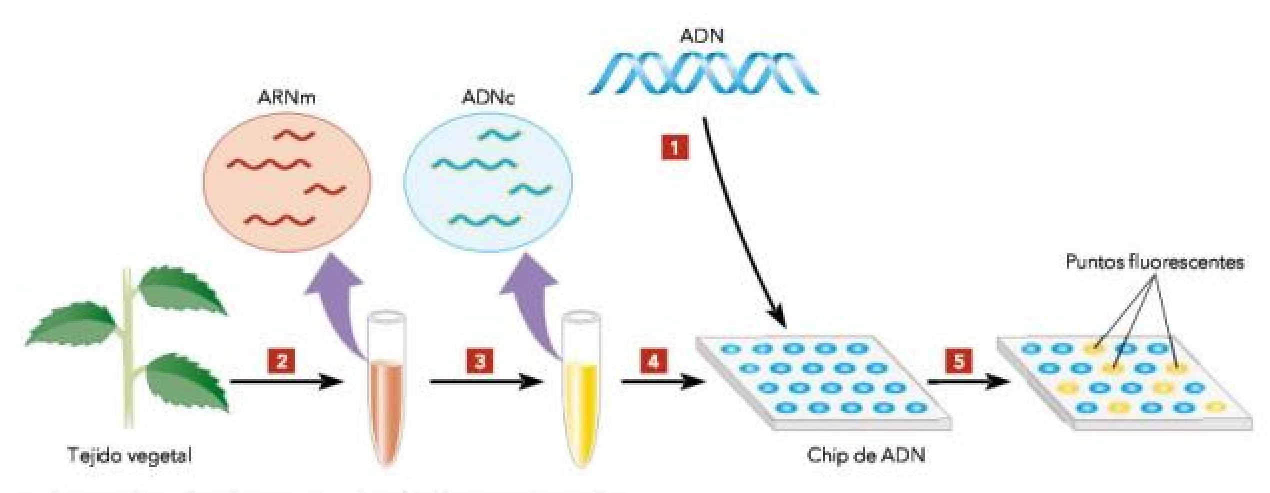
**2** Las moléculas de ARN mensajero se aíslan a partir de un tejido concreto del vegetal. Este paso se beneficia de un hecho simple: para que un gen se exprese, debe ser transcrito al ARNm. Por tanto, las moléculas de ARNm que son aisladas reflejan la transcripción selectiva de genes que son expresados en el tejido.

**3** El ARNm se trata con transcriptasa inversa, una enzima vírica que sintetiza ADN monocatenario utilizando ARN como molde (la enzima se llama así porque el proceso que cataliza es el inverso a la transcripción). Las moléculas resultantes, de ADN denominado ADN complementario (ADNc), se sintetizan a partir de nucleótidos que han sido modificados químicamente para contener un tinte fluorescente.

**4** El ADNc se aplica al chip de ADN. Ya que tanto el ADNc como el ADN del chip son monocatenarios, se unirán entre sí cuando sus secuencias de nucleótidos sean complementarias.

**5** El ADNc suelto es eliminado del chip de ADN. A continuación, se observa el chip para ver la fluorescencia. Los puntos donde se han producido uniones se vuelven fluorescentes con el color del tinte del ADNc. Dichos puntos representan genes que fueron transcritos a ARN.

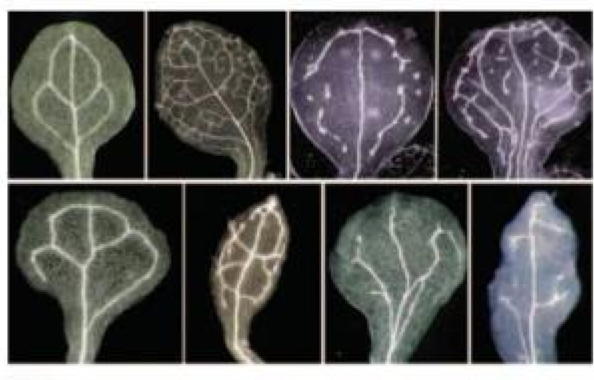
El patrón de puntos fluorescentes en un chip de ADN indica los diferentes juegos de genes que son expresados por diferentes tejidos o bajo distintas condiciones. Por ejemplo, una hoja de un vegetal que experimenta una sequía mostrará un patrón diferente de genes activos que una hoja de un vegetal con un buen suministro de agua. Es más, pueden utilizarse diferentes tintes fluorescentes en el mismo chip para comparar los patrones de genes expresados antes y después de un cambio fisiológico o de desarrollo. Por ejemplo, los genes que están activos antes de la floración pueden marcarse con ADNc fluorescente verde, mientras que los que están activos después de la floración pueden marcarse con ADNc fluorescente rojo.




Utilización de un chip de ADN para identificar los genes expresados.




(a) Flores



(b) Hojas

**Figura 13.14.** **Mutantes de desarrollo en *Arabidopsis thaliana*.**

(a) Flores: tipo salvaje. El mutante *wuschel* posee un estambre en lugar de seis. El mutante *agamous* consiste en una serie de flores dentro de las flores que le otorga un aspecto parecido a una col. El mutante *clavata* es el fenotipo opuesto a *wuschel*, con numerosos órganos centrales que producen un gineceo de aspecto masivo en el centro. (b) Hojas: los científicos saben mucho acerca de la anatomía y de las funciones de los nervios, pero no se saben prácticamente nada acerca de cómo se establecen los patrones de nervadura.

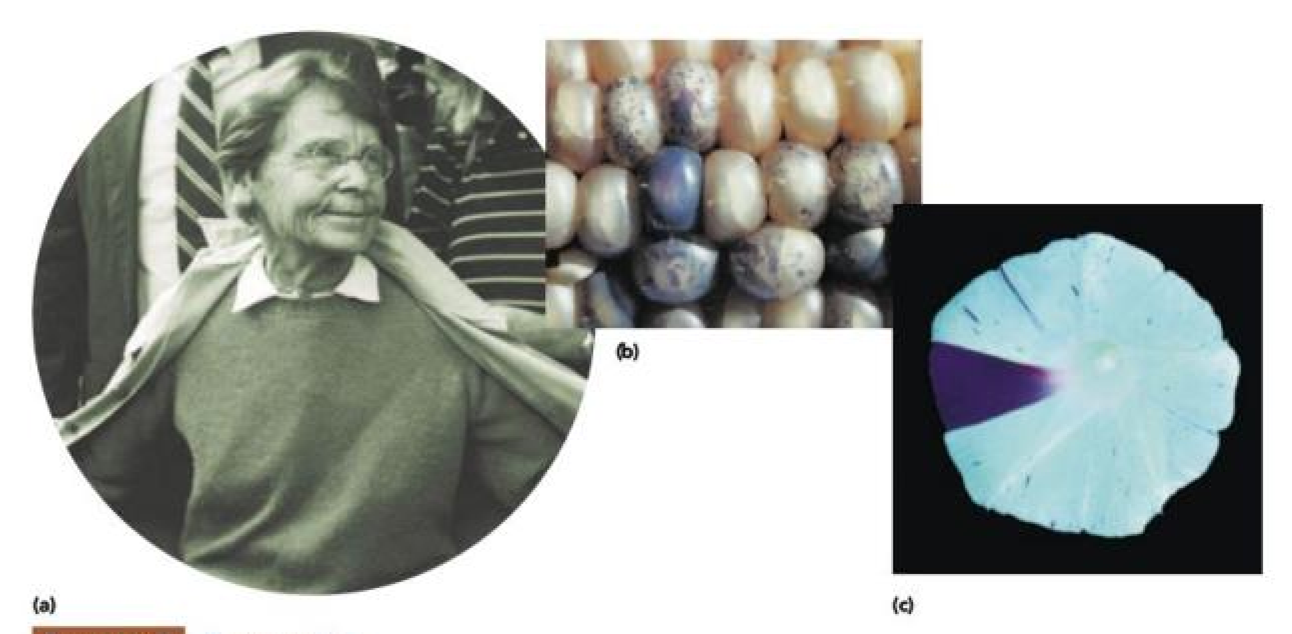



**Figura 13.15.** **Genes móviles.**

(a) Los transposones («genes que saltan» o «genes móviles») fueron descubiertos por Barbara McClintock, aunque sus resultados no fueron tenidos en cuenta durante décadas. (b) Las variaciones en el color de los granos de maíz pueden darse cuando un transposón se inserta en un gen de pigmentación de una célula, desactivando así el gen y bloqueando la formación de pigmentos en dicha célula y en su progenie. En contrapartida, un transposón puede salir de un gen de pigmentación de otra célula, reestableciendo la pigmentación en esa célula y en su progenie. Por consiguiente, cada grano puede desarrollar diferentes puntos de color. (c) Las partes blancas de esta flor de correhuela son el resultado de transposones que interrumpen la actividad del gen para la producción de pigmento.



presentan complejos modos de movimiento en los que se encuentran implicadas las síntesis de ADN y de ARN. Los transposones son bastante comunes. Por ejemplo, en el maíz, como en los humanos, suman aproximadamente la mitad del material genético del núcleo.

Los investigadores pueden utilizar los llamados transposones de diseño para desactivar o «noquear» los genes que afectan al desarrollo. En este sistema, conocido como **localización de genes** o *marcado de transposones*, se cruzan dos vegetales homozigóticos. Un vegetal posee un transposón que incluye el gen transposasa. No obstante, este transposón presenta además un defecto no conexo que le impide moverse. El otro vegetal posee un transposón que carece del gen transposasa, pero contiene un gen bacteriano, *GUS*, que codifica para la enzima $\beta$-glucuronidasa. Cuando esta enzima es expuesta a un determinado sustrato, da origen a un producto azul.

En la descendencia $F_1$ de este cruzamiento, el transposón con el gen *GUS* se moverá y se insertará en diferentes localizaciones de los cromosomas, utilizando la transposasa producida por el otro transposón. Puesto que no posee promotor, el transposón portador del *GUS* no será transcrito, a menos que se inserte cerca de un promotor activo. Supongamos que se posa en un gen que controla el desarrollo meristemático. Ese gen será destruido y desactivado por la inserción del transposón, pero el promotor del gen activará el gen *GUS*. Si esto sucede lo suficientemente pronto en el desarrollo del vegetal, éste tendrá un meristemo defectuoso que se coloreará de azul cuando sea expuesto al sustrato *GUS* (Figura 13.16a). En consecuencia, el gen *GUS* actúa como un «gen informador», pues informa al investigador de que hay otro gen funcionando en un acontecimiento de desarrollo determinado.

Evidentemente, en gran parte de la descendencia de un cruzamiento de este tipo, el transposón portador del *GUS* acabará en un gen que no estaba siendo expresado. En estos individuos, el gen *GUS* también será desactivado. Si se quiere evitar el estudio de un dilatado número de miembros de las descendencias para encontrar los que poseen un gen *GUS* activado, los investigadores pueden insertar un gen en el transposón portador del *GUS* que confiere resistencia a una toxina específica. Cuando las plántulas $F_1$ germinan, el investigador añade la toxina. Los únicos vegetales que sobrevivan serán aquellos en los que el transposón portador del *GUS* se ha posado en un gen activo.

Otro gen informador de uso frecuente en los vegetales procede de *Aequorea victoria*, una especie de medusa del Océano Pacífico que emite fulgentes destellos verdes de luz cuando se la agita. El gen que codifica para la proteína verde fluorescente (GFP, de sus siglas en inglés, *green fluorescent protein*), que produce la luz, puede introducirse en los cromosomas utilizando los transposones de una forma muy similar a la del gen *GUS* (Figura 13.16b).

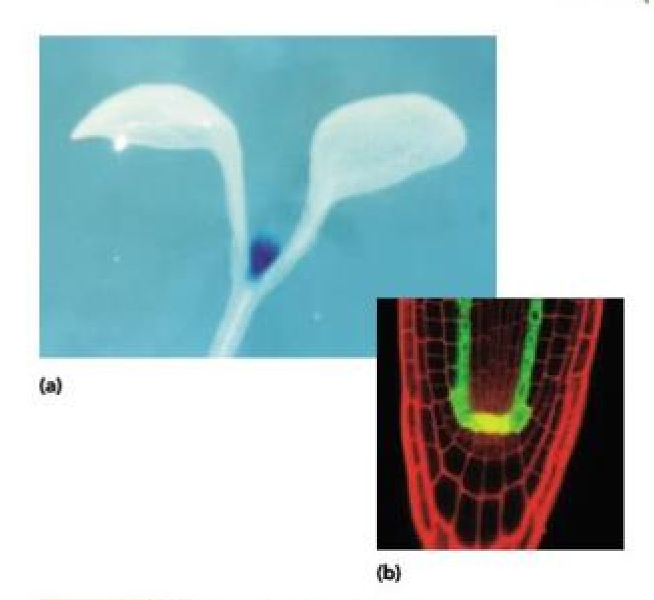



**Figura 13.16.** Localización de genes.
(a) En esta plántula de *Arabidopsis*, un transposón que contiene el gen GUS se insertó en un gen de desarrollo. Cuando la plántula se expuso al sustrato GUS, se formó un producto reactivo azul únicamente en el ápice del vástago, lo que indicó que el gen de desarrollo sólo se encontraba activo en el meristemo del vástago. (b) La endodermis verde de esta punta radicular demuestra que un gen concreto sólo está activo en esa capa celular. Un transposón ha insertado el gen para la proteína fluorescente verde en un gen que normalmente está activo en la endodermis.

Un tipo diferente de procedimiento de «noqueo» conlleva el uso de la bacteria *Agrobacterium tumefaciens*. Cuando esta bacteria infecta un vegetal, introduce una pequeña pieza de ADN en los cromosomas de las células del vegetal (*véase* el Capítulo 14). Si la pieza de ADN se incorpora a un gen, ese gen será «noqueado».

## Los genes homeóticos controlan el desarrollo de vegetales y animales

Una vez que se identifica un gen que controla un determinado aspecto del desarrollo, uno de los siguientes pasos es determinar su secuencia de nucleótidos. Podríamos pensar que genes bastante distintos controlarían los patrones de desarrollo únicos de vegetales y animales. Por el contrario, existen varias familias de genes con secuencias de nucleótidos similares en los vegetales y animales, aun-

que controlan diferentes procesos. Los genes que presentan regiones con una secuencia de nucleótidos similar, en una amplia variedad de organismos, poseen lo que se ha dado en llamarse estructuras «conservativas». Por lo general, esto quiere decir que las proteínas para las que codifican deben tener secuencias de aminoácidos muy específicas para que el organismo sobreviva.

Las secuencias de nucleótidos conservativas suelen darse en los **genes homeóticos**, que son genes que controlan el plan corporal de los organismos pluricelulares al ordenar a ciertos órganos que se formen en los lugares correspondientes durante el desarrollo. Los genes de identidad de los órganos florales mencionados anteriormente son genes homeóticos. Las mutaciones de genes homeóticos pueden originar que se formen órganos no adecuados en ciertos lugares. Por ejemplo, un pétalo podría desarrollarse en el lugar de un estambre. Los genes homeóticos que han sido identificados hasta ahora codifican para factores de transcripción. En una región determinada del organismo, un gen homeótico puede activar cuantos otros genes que especifican los rasgos de las estructuras que se forman en esa región.

Un grupo de genes homeóticos contiene una secuencia de 180 nucleótidos denominada *caja homeótica* u *homeobox*, en inglés (numerosas secuencias conservativas de nucleótidos son conocidas como «cajas» o «boxes», en inglés). Los genes que contienen la caja homeótica son muy activos en el desarrollo animal, y se han identificado unos pocos que afectan al desarrollo vegetal. En los vegetales, un gen que contiene la caja homeótica, cuyo nombre en inglés es *KN1* o *KNOTTED*, parece estar implicado en la determinación del lugar y el momento en los que surge el meristemo apical del vástago. Una mutación del gen *KNOTTED* da lugar a hojas con una apariencia grumosa, debido a las divisiones celulares anómalas de los haces vasculares. En consecuencia, el gen normal podría llevar a cabo numerosas funciones en la formación de varios tejidos vegetales en el meristemo apical del vástago y justo por debajo de él.

Otro grupo de genes homeóticos activos en los vegetales contiene una secuencia diferente de 180 nucleótidos denominada *caja MADS* (por las siglas de los cuatro factores de transcripción para los que codifican estos genes). Los genes que contienen caja *MADS* también se encuentran en animales, hongos y bacterias. En las plantas, estos genes controlan el tipo y la localización de las estructuras florales, entre otras cosas. Se han descubierto otras cajas en los vegetales, que suelen encontrarse también en otros organismos. A medida que se descubran más detalles, es muy probable que la historia evolutiva de estas regiones conservativas de ADN, que han controlado varias fases del desarrollo desde los tiempos más remotos, se torne muy interesante.

### Repaso de la sección

1. **Describe la acción de un gen de identidad de los órganos florales.**
2. **¿Qué importancia tiene la transposasa en la acción de los transposones?**
3. **Describe cómo pueden ser utilizados los genes informadores para señalar los genes activos en fases específicas del desarrollo.**
4. **¿Qué son los genes homeóticos?**

## RESUMEN

### Expresión genética

**Durante la replicación, se copia el ADN (págs. 317-318)**
El ADN es replicado durante la fase S del ciclo celular por un complejo de moléculas, incluidas la ADN-polimerasa, helicasa y ADN-ligasa. La doble hélice se separa, y se genera una copia complementaria de cada hebra.

**El ADN codifica para la estructura de las proteínas (págs. 318-321)**
Los experimentos llevados a cabo durante la primera mitad del siglo XX demostraron que el ADN contiene el código genético y que los genes codifican para proteínas. Las palabras del código del ADN consisten en tripletes de nucleótidos denominados *codones*, cada uno de los cuales especifica un aminoácido y/o una señal de inicio o de finalización durante la síntesis proteínica.

**Durante la transcripción, se genera ARN a partir de ADN (págs. 321-322)**
La transcripción, o síntesis de ARN utilizando ADN como molde, comienza cuando la ARN-polimerasa se une a un promotor, un sitio del ADN en el extremo de un gen. Las hebras de ADN se desenrollan, y la ARN-polimerasa crea un tramo de ARN que contiene nucleótidos complementarios a los de una de las hebras

de ADN del gen. En los eucariotas, el nuevo ARN fabricado se modifica de tres maneras: las regiones que no codifican (intrones) son retiradas y las regiones que quedan (exones) se acoplan; una caperuza que consta de GTP modificado químicamente se añade a un extremo, y una cola poli-A se añade al otro. La molécula resultante es el ARN mensajero (ARNm).

**Durante la traducción, se fabrica una proteína a partir de ARN mensajero (págs. 322-235)**
La traducción, o síntesis proteínica utilizando el ARNm como molde, necesita ribosomas y ARN de transferencia (ARNt), así como ARNm. Un extremo de cada molécula de ARNt contiene un anticodón complementario a uno de los codones en el ARNm; el otro extremo contiene el aminoácido especificado por dicho codón. A medida que el ribosoma se mueve por el ARNm, cada codón de ARNm se une temporalmente a una molécula de ARNt con el anticodón oportuno, y el aminoácido transportado por el ARNt se liga al aminoácido transportado por el ARNt anterior. A medida que los aminoácidos siguen añadiéndose, se forma una proteína. Cuando el ribosoma se topa con un codón de finalización, se libera la nueva proteína sintetizada.

**Las mutaciones pueden causar cambios en la expresión genética (págs. 325-327)**
Una mutación es cualquier cambio en el orden o estructura del ADN. Las mutaciones puntuales comprenden sustituciones, inserciones y supresiones. Las sustituciones suelen hacer que un codón especifique un aminoácido diferente, mientras que las inserciones y supresiones hacen que los codones se desplacen, afectando con ello a muchos codones. Las mutaciones cromosómicas, que implican la presencia de entre dos y cientos de nucleótidos o cromosomas enteros, pueden dar lugar a células que poseen un número anormal de cromosomas particulares (aneuploidía) o más de dos juegos completos de cromosomas (poliploidía). Las sustancias químicas, radiación y los errores enzimáticos durante la replicación del ADN pueden dar origen a mutaciones.

## Expresión genética diferencial

**Existen varios niveles de control de la expresión genética (págs. 327-328)**
Las células ejercen la expresión genética diferencial en las etapas de transcripción, procesamiento del ARN, traducción y procesamiento de proteínas.

**Las proteínas reguladoras controlan la transcripción (págs. 328-329)**
Las proteínas denominadas *factores de transcripción* controlan la expresión de los genes uniéndose a sitios específicos del ADN denominados *elementos de control*. Algunos factores de transcripción estimulan la transcripción, mientras que otros la inhiben.

**Las hormonas y la luz pueden activar determinados factores de transcripción (págs. 329-330)**
Generalmente, las hormonas que se unen a un receptor en la membrana plasmática inician una serie de reacciones en sus células destino denominada *ruta de transducción de señales*. El paso final de la ruta puede llevar a la activación de un factor de transcripción. Algunas hormonas se unen a un receptor en el citoplasma o en el núcleo. Esta unión produce un complejo hormona-receptor que funciona como un factor de transcripción.

## Identificación de los genes que afectan al desarrollo

**Los experimentos con *Arabidopsis* explican el uso de las mutaciones para comprender el desarrollo vegetal (págs. 331-332)**
Los ensayos para producir mutantes de *Arabidopsis* suelen implicar el tratamiento de grandes cantidades de semillas con una sustancia química que provoca mutaciones, lo que permite que los vegetales nacidos a partir de estas semillas se autopolinicen, buscando individuos mutantes en su descendencia. Tales procedimientos han identificado numerosos genes implicados en el desarrollo.

**Los transposones pueden utilizarse para localizar los genes que afectan al desarrollo (págs. 332-335)**
Los transposones son piezas de ADN que pueden moverse de un lugar a otro en los cromosomas. Un transposón que se posa en un gen activo suele desactivar el gen. Este principio se emplea en experimentos de localización de genes, para identificar los genes con funciones específicas.

**Los genes homeóticos controlan el desarrollo de vegetales y animales (págs. 335-336)**
Los genes homeóticos controlan la formación de órganos en lugares específicos durante el desarrollo. Las mutaciones de estos genes hacen que en determinados lugares se formen órganos inadecuados. Los genes homeóticos contienen secuencias conservativas de nucleótidos, que también aparecen en muchos tipos de organismos.

## Cuestiones de repaso

1. Explica qué se quiere decir con *Dogma Central de la Biología Molecular*.
2. ¿Qué significa *replicación semi-conservativa* cuando se refiere al ADN?
3. ¿Cómo demostraron Beadle y Tatum que los genes codifican para enzimas?
4. Define los términos *codón* y *anticodón*.
5. Describe el proceso de transcripción.

6. Si la secuencia de nucleótidos de una hebra de ADN es C-G-G-T-A-C-T-G-A, ¿cuál será la secuencia del ARN complementario? ¿Cuál será la secuencia de aminoácidos tras la traducción?
7. Señala las diferencias entre mutaciones de desplazamiento del marco de lectura, por inserción y por supresión.
8. ¿Cuál es el nombre de los sitios del ADN en donde se une la ARN-polimerasa?
9. Explica la función del ARNt en la traducción.
10. ¿Qué diferencia existe entre una mutación silenciosa y una mutación neutra?
11. ¿Qué es la aneuploidía?
12. Explica cómo funcionan los factores de transcripción.
13. ¿Cómo activan las hormonas las rutas de transducción de señales?
14. ¿Cuál es la función de las proteína-quinasas en las rutas de transducción de señales?
15. ¿De qué manera se emplean los genes *GUS* y *GFP* como genes informadores?
16. ¿Cómo «noquean» los transposones a los genes?
17. ¿Qué es la caja *MADS*?

## Cuestiones para reflexionar y debatir

1. ¿Sería más lógico que cada célula de un vegetal poseyera únicamente los genes que necesita, en lugar de todos los genes del vegetal?
2. ¿Por qué crees que los cromosomas eucarióticos poseen una gran cantidad de ADN «basura» en forma de intrones? ¿Cómo llegó hasta ahí? ¿Podría tener una función desconocida?
3. Teniendo en cuenta que los transposones pueden desactivar genes posándose en medio de ellos, ¿qué uso podrían tener los transposones en un organismo?
4. Los científicos opinan que el ARN surgió antes que el ADN en la evolución de la vida. ¿Cómo pudo ser esto posible?
5. ¿Piensas que los transposones podrían causar enfermedades infecciosas? ¿Cómo podría suceder? ¿Crees que un transposón podría convertirse en algo parecido a un virus?
6. ¿Por qué piensas que una larga serie de acontecimientos, una ruta de transducción de señales, distingue la llegada de una hormona a una célula con la acción específica de la hormona?
7. Una sección de ADN monocatenario o de una única hebra posee una secuencia de nucleótidos base 3'-TAAGAACCG-TAAGCG-5'.
La replicación de la doble hélice de ADN, de la que esta hebra es una componente, va a proceder de izquierda a derecha. Realiza un diagrama del proceso de replicación para ambas hebras y muestra la secuencia final de bases de ADN que se sintetizaría. Asegúrate de indicar los extremos 5' y 3' de cada hebra paterna e hija.

## Conexión evolutiva

¿Qué pruebas de la unidad de los vegetales con miembros de los otros reinos de organismos surgen de nuestro entendimiento de (a) el código genético, (b) el procesamiento de ARN posterior a la transcripción y (c) los genes homeóticos?

## Para saber más

Echols, Harrison, Gross, Carol, y Arthur Kornberg. *Operators and Promoters: The Story of Molecular Biology and Its Creators*. Berkeley: University of California Press, 2001. Un interesante relato personal de las personas que inventaron la Biología Molecular.

Jacob, Francois, y Betty Spillman. *The Logic of Life*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1993. Jacob es el codescubridor del ARNm y de los operones en las bacterias. Su visión de los organismos vivos es interesante y merece la pena leerla.

Levin, A. Donald. *The Origin, Expansion, and Demise of Plant Species (Oxford Series in Ecology and Evolution)*. London, Oxford University Press, 2000. Historias y ejemplos fascinantes sobre por qué determinadas especies vegetales se extinguen.

# 14

# Biotecnología Vegetal



Un biólogo vegetal trabaja con cultivos de tejidos de arroz.

## Metodología de la Biotecnología Vegetal

Mediante Ingeniería Genética pueden transferirse genes entre especies

Los plásmidos suelen emplearse como vectores para la transferencia de genes en las plantas

Las enzimas de restricción y la ADN-ligasa se utilizan para fabricar ADN recombinante

La clonación produce múltiples copias de ADN recombinante

La reacción en cadena de la polimerasa clona ADN sin recurrir al uso de células

Existen diversos métodos para la inserción de genes clonados en células vegetales

En el cultivo de tejidos, se desarrollan plantas enteras a partir de células o tejidos aislados

## Logros y oportunidades de la Biotecnología Vegetal

La Ingeniería Genética ha creado plantas más resistentes a las plagas y a unas condiciones del suelo duras, así como más productivos

Las plantas transgénicas contribuyen a la salud y nutrición humanas

Los cultivos generados por Ingeniería Genética requieren un profundo estudio de campo y de mercado, antes de ser autorizados

Los cultivos generados por Ingeniería Genética han de ser seguros para el Medio Ambiente y para los consumidores

El futuro depara numerosas oportunidades para la Biotecnología Vegetal

La Genómica y la Proteómica prestarán la información necesaria para futuras iniciativas dentro de la Ingeniería Genética

Durante todo el tiempo que los humanos han estado plantando y cultivando para procurarse alimentos, han estado compitiendo con otros animales, sobre todo con los insectos, por dichos alimentos. Los efectos negativos de los insectos en la producción agrícola son significativos. Por ejemplo, entre la utilización de pesticidas y la reducción en la producción, la dorifora o escarabajo de la patata de Colorado cuesta a los cultivadores de patatas en Estados Unidos entre 20 y 40 millones de dólares al año. En Europa, otro insecto plaga es el taladro del maíz, que puede destruir campos enteros de maíz haciendo túneles por las hojas y comiéndose los granos. El taladro del maíz también infecta las plantas de maíz con esporas de hongos patógenos, lo que obliga a las plantas a luchar a la vez contra una infestación insectil y otra fúngica. De acuerdo con la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO), la mitad de las cosechas del mundo se pierde cada año debido a la acción de insectos, enfermedades o malas hierbas. Las mayores pérdidas se dan en los países en desarrollo, que generalmente no pueden permitirse el uso de insecticidas, herbicidas o variedades resistentes de plantas de cultivo.

En 1911, se descubrió una bacteria del suelo en la provincia alemana de Turingia. Esta bacteria, *Bacillus thuringiensis*, posee propiedades insecticidas. Varios de sus genes, denominados genes *Bt*, codifican para proteínas que se convierten en toxinas en el intestino de muchos insectos. Las toxinas crean poros en el intestino que permiten a la bacteria entrar y colonizar rápidamente el insecto. *B. thuringiensis* vive en asociación con raíces de plantas, y aparentemente las toxinas protegen a éstas de ser destruidas por los insectos. En la década de 1930, esta bacteria se convirtió en la fuente de un insecticida comercial empleado contra las larvas de polillas, mariposas, moscas y mosquitos. Cuando el insecticida se rocía sobre los vegetales, suele eliminar las larvas más sensibles, pero es necesario realizar nuevas aplicaciones con relativa frecuencia.



Taladro del maíz europeo.

Para lograr una protección más duradera contra estas plagas de insectos, en la década de 1990, los científicos optaron por un sistema más directo: produjeron vegetales que contenían genes *Bt* en sus propios cromosomas. Para ello, incorporaron los genes a las células vegetales y posteriormente generaron individuos enteros a partir de dichas células. Las plantas resultantes contienen genes *Bt* en cada célula y son resistentes a posibles plagas de insectos. Desde 1996, se han producido varias docenas de especies vegetales que contienen genes *Bt*, incluidos la patata, el algodón, el maíz, la batata, el tomate y el arroz. A algunos vegetales se les han introducido múltiples genes *Bt*, por lo que son capaces de fabricar más de una toxina. Los agricultores pagan más por las semillas con genes *Bt*, pues la inherente resistencia de los vegetales a los insectos aumenta las cosechas y reduce de manera notable la necesidad de recurrir a pesticidas, con lo que los costes disminuyen.



Escarabajo de la patata de Colorado.

Hoy en día, el maíz con genes *Bt* se planta en todo Estados Unidos con excelentes resultados. No obstante, esta nueva herramienta agrícola también acarrea problemas. Por ejemplo, los insectos pueden desarrollar resistencia a las toxinas *Bt*. Aunque el desarrollo de esta resistencia se puede retrasar significativamente si en el campo se planta entre un 5% y un 10% de maíz carente de genes *Bt*, la vida útil de los cultivos *Bt* probablemente tenga los días contados. Otro problema potencial es la muerte no intencionada de otros insectos inofensivos por culpa de las toxinas *Bt*. Los experimentos iniciales indicaron que las larvas de las mariposas monarca podían morir a causa del polen del maíz *Bt* si el polen cae en las hojas de las plantas de asclepia, el alimento favorito de las larvas monarca. Con todo, otros experimentos han demostrado que las larvas monarca suelen evitar las hojas cubiertas de polen. Es más, la alimentación de las larvas no suele coincidir con la liberación de polen del maíz. Como el maíz *Bt* reduce la necesidad de utilizar pesticidas que pueden difundirse por zonas circundantes, puede que incluso sea beneficioso para las monarca y demás insectos inofensivos de esas zonas.

El desarrollo de las plantas *Bt* es sólo un ejemplo de cómo se aplica la Biotecnología en los vegetales para incrementar la producción de alimentos y mejorar la salud humana. En este capítulo, investigaremos los métodos de la Biotecnología Vegetal, muchos de los cuales son objeto de rápido desarrollo y no dejan de ser noticia. Más adelante, veremos algunos de los logros biotecnológicos más importantes en plantas y sus posibilidades futuras.

# Metodología de la Biotecnología Vegetal

La Biotecnología es simplemente la aplicación de métodos científicos para manipular células u organismos vivos para su uso práctico. En el Capítulo 13, vimos cómo se replica y transcribe el ADN, y cómo se traduce el ARN para fabricar proteínas, incluidas las enzimas que catalizan las reacciones químicas de los organismos. Si comprendemos estos procesos, contamos con la base que necesitamos para comprender la mayoría de los métodos biotecnológicos.



**Figura 14.1.** **Un gen animal en una planta.** El gen que codifica para la enzima luciferasa, presente en las luciérnagas, fue insertado en los cromosomas de la planta del tabaco, *Nicotiana tabacum*. Cuando los sustratos de la enzima —luciferina, ATP y oxígeno— están presentes, la planta del tabaco brilla con la luz amarillo-verdosa de las luciérnagas.

## Mediante Ingeniería Genética pueden transferirse genes entre especies

Puesto que todos los organismos vivos almacenan información genética en el ADN, y puesto que éste posee igual estructura en todos los organismos, los genes pueden transferirse de un organismo a cualquier otro. La Ingeniería Genética engloba métodos para identificar y aislar genes, así como para trasladarlos rápidamente de un organismo a otro usando técnicas moleculares. El resultado de dicha transferencia de genes es un **organismo transgénico**, es decir, un organismo que contiene un gen de un tipo distinto de organismo. Cuando un gen transferido se expresa, producirá la misma proteína en el organismo transgénico que la que produce en el organismo del que ha sido transferido. Por consiguiente, las plantas transgénicas que contienen genes *Bt* producen toxinas *Bt*, como hacen las bacterias *B. thuringiensis*. Gracias a la Ingeniería Genética, es posible transferir el gen de un elefante a una col, o el gen de una luciérnaga a una planta del tabaco (Figura 14.1).

Efectivamente, los agricultores han estado moviendo alelos entre individuos de una misma especie o de especies emparentadas, desde hace miles de años, mediante métodos tradicionales de cruzamiento vegetal. Por ejemplo, podrían cruzar una cepa de trigo que produjera buena harina, pero sin tolerancia a las sequías, con una cepa de trigo que produjera harina de mala calidad, pero que tolerara las sequías. El objetivo sería producir una cepa nueva que posea los mejores rasgos de ambas cepas paternas: producir buena harina y presentar tolerancia a las sequías. La descendencia $F_1$ de un cruzamiento de este tipo será heterozigótica, es decir, poseerá una copia de los alelos para ambos rasgos útiles.

Si se cruzan vegetales $F_1$ heterozigóticos para dos rasgos, los individuos $F_2$ poseerán cuatro ($2^2$) fenotipos diferentes. El número de fenotipos $F_2$ diferentes aumenta exponencialmente conforme se amplía el número de rasgos. Por ejemplo, si las plantas $F_1$ difieren en 10 rasgos, entonces resultarían $2^{10}$ ó 1.024 fenotipos distintos de la transmisión independiente de tétradas durante la meiosis. La reproducción cruzada aumentaría incluso tal número. Por lo tanto, aunque las prácticas tradicionales son bastante exitosas en el movimiento de alelos de un organismo a otro, puede llevar cinco o diez años de ensayos sobre el terreno hasta lograr plantas estables y homozigóticas que posean ciertos rasgos deseados, que puedan transmitir de manera constante.

En contrapartida, la Ingeniería Genética puede introducir con rapidez alelos específicos, o incluso genes completamente nuevos, en las plantas. Esta disciplina posee el potencial de reducir en años el tiempo necesario para lanzar nuevas y útiles variedades vegetales. Además, como ya hemos dicho, la Ingeniería Genética puede incorporar a las plantas genes procedentes de muchos tipos de organismos diferentes, simulando cruzamientos que jamás podrían tener lugar en la naturaleza.

La Figura 14.2 esquematiza un procedimiento frecuentemente utilizado para introducir nuevos genes en vegetales. La mayor parte de la Ingeniería Genética en los vegetales se realiza utilizando los plásmidos Ti y conlleva cuatro pasos básicos. Paso **1** Se aíslan los plásmidos Ti de *Agrobacterium tumefaciens*. Paso **2** Se mezclan los plásmidos con ADN de otro organismo, y se inserta un gen del ADN del otro organismo en los plásmidos. Paso **3** Se introduce un plásmido que contiene el gen de interés en una célu-

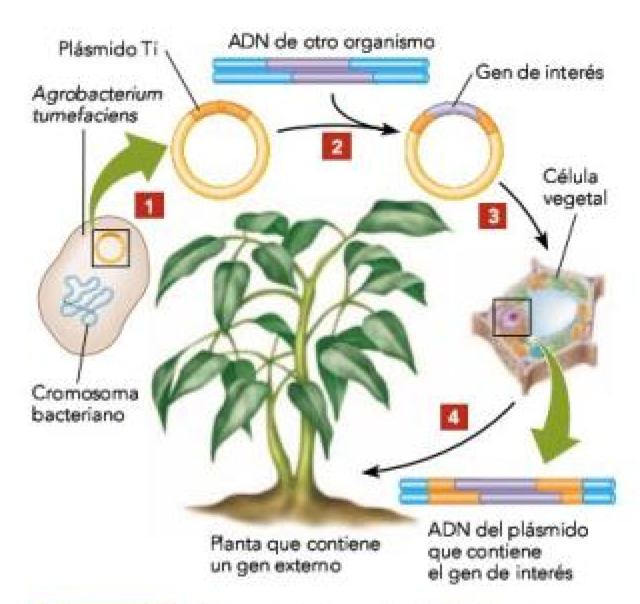



**Figura 14.2.** Esquema de Ingeniería Genética en las plantas .

la vegetal. Se incorpora ADN del plásmido, incluido el gen extraño, a los cromosomas de la célula. Paso 4 Se desarrolla una planta completa a partir de dicha célula. Durante el resto de esta primera mitad del capítulo, examinaremos los pasos de este procedimiento con mayor detalle. También ahondaremos brevemente en algunas variaciones de este método.

## Los plásmidos suelen emplearse como vectores para la transferencia de genes en las plantas

La Ingeniería Genética suele comenzar con un **vector**, que es el agente que transporta un gen de un organismo a otro. El vector utilizado con mayor frecuencia en los vegetales es un plásmido presente en la bacteria del suelo *Agrobacterium tumefaciens*, causante de la agalla de corona. Los **plásmidos** son moléculas circulares de ADN bacterianas autorreplicantes, están separados del cromosoma bacteriano y son más pequeños que él. El plásmido que se da en *A. tumefaciens* se conoce como plásmido Ti (de las siglas en inglés, *Tumor inducing*, «inductor de tumor»), pues desempeña un papel fundamental en los tumores que se producen cuando *A. tumefaciens* infecta un vegetal.

Cuando una planta es infectada por *A. tumefaciens*, un segmento de ADN del plásmido Ti se inserta en el ADN de los cromosomas del vegetal. Si otra pieza de ADN que contiene el gen de interés se añade a dicho segmento del plásmido, el gen también será transferido a los cromosomas del vegetal por medio del plásmido. Para ello, los científicos extraen en primer lugar los plásmidos de las bacterias, lo que puede hacerse fácilmente en el laboratorio (Paso 1 de la Figura 14.2). A continuación, se añaden trozos del ADN de otro organismo a los plásmidos, como explicaremos en la próxima sección. Los plásmidos Ti que se utilizan en Ingeniería Genética están modificados para que transfieran genes al vegetal sin provocar enfermedades.

Los plásmidos no son los únicos tipos de vectores que pueden transportar genes a las plantas. El virus del mosaico del tabaco y el virus del mosaico de la coliflor son dos ejemplos de virus utilizados para este fin. Además, el ADN del virus del mosaico de la coliflor posee un promotor muy activo, que suele añadirse a otros vectores para acelerar la transcripción de los genes incorporados. Los cromosomas artificiales también pueden actuar como vectores. Los científicos construyen cromosomas artificiales a partir de un sitio de unión para la ADN-polimerasa (que permite a los cromosomas replicarse), un centrómero (que les permite participar en la división celular) y un gen externo que será transferido. Tanto cromosomas artificiales bacterianos (BAC, de sus siglas inglesas) como cromosomas artificiales de levadura (YAC) han sido ya producidos por el hombre.

## Las enzimas de restricción y la ADN-ligasa se utilizan para fabricar ADN recombinante

Para poder agregar ADN externo a un plásmido, los ingenieros genéticos emplean una **enzima de restricción** para cortar el ADN en fragmentos. Las enzimas de restricción se unen a los sitios de restricción del ADN, es decir, secuencias específicas formadas por cuatro a ocho nucleótidos. La mayoría de los sitios de restricción son palíndromos (se leen de igual manera de izquierda a derecha, en una hebra de ADN, que de derecha a izquierda, en la otra hebra). Por ejemplo, el sitio de restricción para la enzima *Eco*R1, obtenida de la bacteria *Escherichia coli*, está formado por las secuencias complementarias de nucleótidos GAATTC y CTTAAG (Figura 14.3). El *Eco*R1 rompe los enlaces entre los nucleótidos G y A en cada hebra de ADN, en los lugares del ADN en los que aparecen las secuencias GAATTC y CTTAAG. Existen cientos de enzimas de restricción, y cada una se une a un sitio de restric-

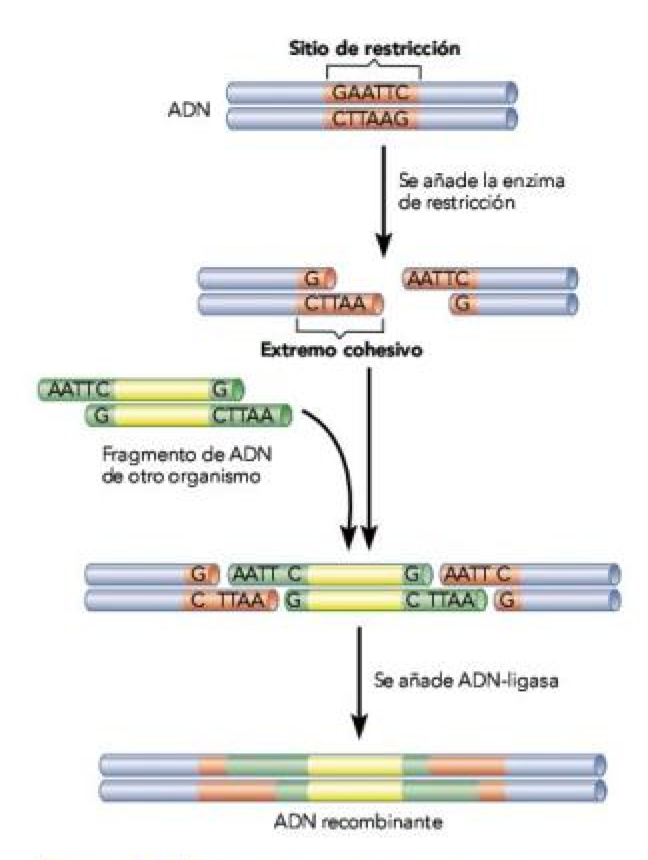



**Figura 14.3.** **Creación de ADN recombinante.**
Una enzima de restricción se une a sitios de restricción en el ADN, lugares donde éste posee una secuencia de nucleótidos específica (en este ejemplo, GAATTC o CTTAAG). La enzima corta el ADN entre dos nucleótidos en el sitio de restricción. Si la misma enzima se emplea para cortar el ADN de dos organismos distintos, los fragmentos de ADN de cada organismo producidos poseerán extremos cohesivos complementarios. Al añadir ADN-ligasa, los fragmentos se uniran de forma permanente por los extremos cohesivos. Cuando se combinan de esta manera fragmentos de distintas fuentes, el resultado es ADN recombinante.

ción específico. Una molécula de ADN larga suele contener muchos sitios de restricción para cada enzima, así que cualquier enzima de restricción cortará la molécula en numerosos fragmentos.

Debe observarse en la Figura 14.3 que los fragmentos del ADN bicatenario o de doble hebra producidos por la mayoría de las enzimas de restricción poseen, en cada extremo, una corta secuencia monocatenaria. Estas secuencias de una sola hebra se denominan **extremos cohesivos**, pues se unen con facilidad a secuencias complementarias de otros fragmentos de ADN producidos por la misma enzima. Para introducir un gen extraño en un plásmido, los científicos combinan fragmentos de ADN cortados de un plásmido con fragmentos cortados del ADN del organismo que posee ese gen. Ambos fragmentos han sido preparados con la misma enzima de restricción, por lo que todos los fragmentos tienen extremos cohesivos complementarios y pueden unirse entre sí. Entre las múltiples combinaciones de fragmentos que se forman, algunas estarán compuestas por ADN del plásmido unido al ADN del otro organismo. Los enlaces entre los extremos cohesivos son enlaces de hidrógeno débiles, pero se pueden establecer enlaces covalentes añadiendo **ADN-ligasa**, la enzima que liga los fragmentos de ADN para formar la hebra final durante la replicación. Si el ADN resultante es una combinación de ADN procedente de distintas fuentes, se denomina **ADN recombinante**.

## La clonación produce múltiples copias de ADN recombinante

Crear un organismo transgénico necesita muchas copias del gen que se ha de transferir. En consecuencia, una vez que el fragmento de ADN que contiene el gen de interés ha sido incorporado a un vector, se crean múltiples copias del ADN recombinante a través de un proceso denominado **clonación de genes**. Cuando los plásmidos se utilizan como vectores, suelen reinsertarse en bacterias, a las que se les permite reproducirse repetidamente. La reproducción de cada célula bacteriana y de su progenie produce un clon de células genéticamente idénticas. Si la célula original contiene un plásmido recombinante, todas las células del clon tendrán una copia del plásmido y su gen extraño. En condiciones óptimas, las bacterias se reproducen con mucha rapidez. En doce horas, una sola célula puede producir un clon de más de diez millones de células.

Aun así, no todos los clones contienen un plásmido con el gen específico que un investigador podría querer transferir a un vegetal. Esto se debe a que pueden formarse muchas combinaciones diferentes de fragmentos de ADN, cuando éste se corta con una enzima de restricción y los fragmentos se unen con ADN-ligasa. Por ejemplo, un plásmido se puede cerrar sin incorporar ADN extraño, o se pueden ligar varios trozos de ADN externo sin un plásmido. Los plásmidos que incorporan ADN externo pueden contener cualquiera de entre los 25.000 y 50.000 genes que suelen encontrarse en un eucariota. ¿Cómo pueden entonces saber los investigadores qué clones contienen un plásmido recombinante con el gen específico que les interesa transferir?

Para eliminar las bacterias que no han absorbido ningún plásmido, los investigadores comienzan a trabajar con plásmidos que han sido modificados para incluir otro gen que codifica para la resistencia a un determinado antibiótico. Las bacterias que carezcan de los plásmidos morirán cuando se añada el antibiótico al medio de cultivo. Las bacterias que hayan absorbido un plásmido con el gen de resistencia sobrevivirán y producirán clones.

Pero todavía quedan miles de clones que contienen plásmidos con distintos segmentos del ADN externo. Estos clones constituyen una **genoteca** (librería de genes). Del mismo modo que una biblioteca es un almacén de información escrita, una genoteca es un almacén de información genética del organismo cuyo ADN ha sido incorporado a los plásmidos. Un investigador puede, en cualquier momento, guardar y buscar en la genoteca las secuencias de ADN particulares que designan genes específicos. La Figura 14.4 ilustra una manera de llevar a cabo estas acciones. El ADN de cada clon se calienta suavemente o se trata con una sustancia química para separar las dos hebras. Este proceso se denomina *desnaturalización*. El ADN desnaturalizado se expone a continuación a una **sonda de ácidos nucleicos**, una pequeña pieza de ARN o una hebra de ADN única, complementaria a una secuencia de ADN del gen de interés. La sonda, que ha sido marcada con una molécula fluorescente o un isótopo radioactivo, se unirá a cualquier ADN clonado que contenga el gen de interés. La marca de la sonda identifica a los clones en los que ha tenido lugar esta unión.

## La reacción en cadena de la polimerasa clona ADN sin recurrir al uso de células

La **reacción en cadena de la polimerasa** (**PCR, de sus siglas en inglés**) permite a los científicos preparar grandes cantidades de ADN, a partir de fragmentos específicos de ADN sin emplear plásmidos o bacterias. La PCR tiene lugar en un pequeño tubo de ensayo que contiene ADN de muestra, ADN-polimerasa, los cuatro nucleótidos y piezas cortas de ADN monocatenario denominadas *iniciadores* o *cebadores* (Figura 14.5). Los cebadores son complementarios a los extremos del segmento del ADN de muestra que se va a copiar. La PCR es un proceso cíclico que comienza cuando la mezcla en el tubo de ensayo se calienta para desnaturalizar el ADN de muestra. A continuación, dicha mezcla se enfría para permitir que los cebadores se unan al ADN desnaturalizado. Después, la ADN-polimerasa añade nucleótidos complementarios a cada hebra del ADN de muestra, utilizando los cebadores como puntos de partida (la ADN-polimerasa utilizada en la PCR se obtuvo originariamente de bacterias que viven en fuentes termales, por lo que no se destruyen con el calentamiento que da inicio a cada ciclo). Por lo tanto, el primer ciclo de calentamiento y enfriamiento produce dos moléculas de ADN bicatenario por cada molécula del ADN de muestra

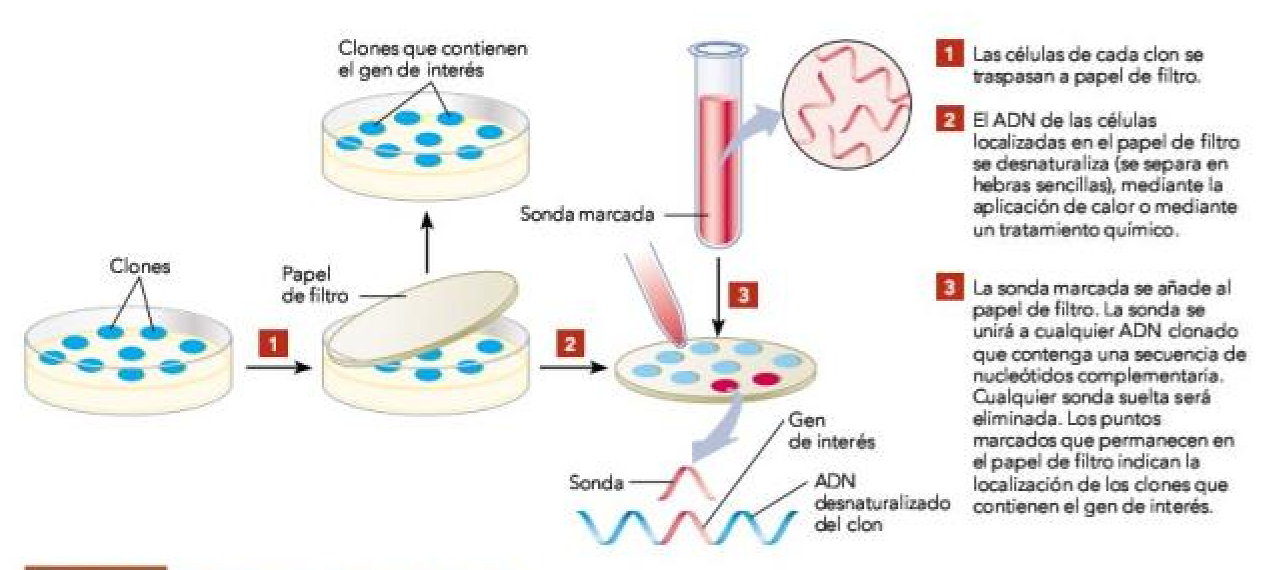



**Figura 14.4.** **Identificación de un gen clonado.**
Para determinar cuáles son los clones, de entre otros miles, que contienen un gen determinado, se expone a los clones a una sonda marcada que contiene ARN o ADN monocatenario complementario a una parte del gen.

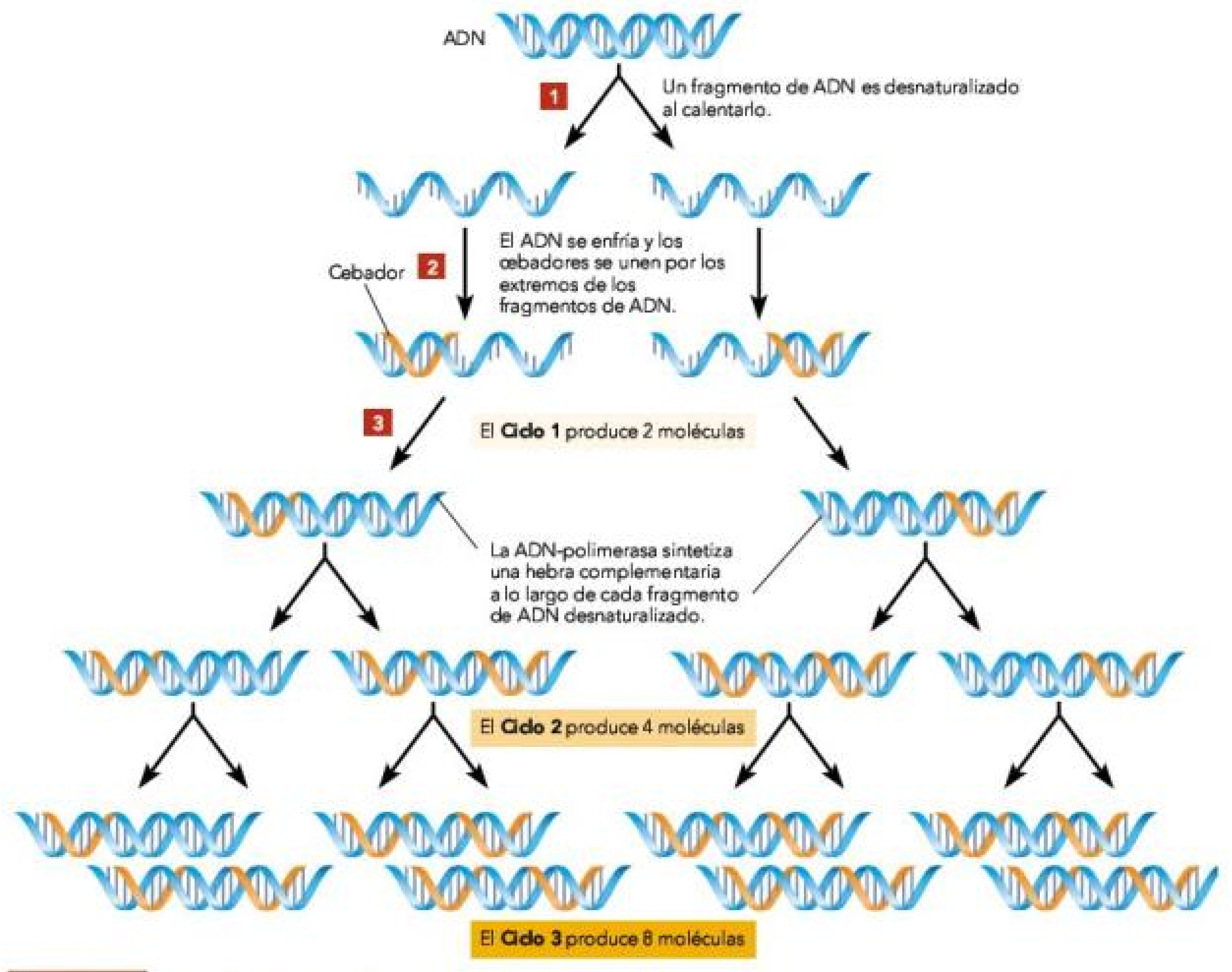



**Figura 14.5.** **Reacción en cadena de la polimerasa (PCR).**
La PCR es un rápido proceso automatizado para producir un amplio número de copias de un fragmento específico de ADN en un tubo de ensayo. El proceso consiste en un ciclo de tres pasos que se repite cada 2 ó 3 minutos aproximadamente.

que estaba presente en el tubo de ensayo. El calentamiento y el enfriamiento se repiten en muchos ciclos. Cada ciclo dura entre 2 y 3 minutos, y en cada ciclo sucesivo el número de moléculas de ADN se duplica. Se pueden realizar miles de millones de copias de una única molécula de ADN en sólo unas horas. Un aparato termociclador realiza todo el proceso de manera automática.

Desarrollada en 1985, la PCR se ha convertido en una herramienta indispensable en muchas áreas de la Biotecnología, debido a su capacidad para copiar fragmentos de ADN rápida y fielmente. También es el método preferente para clonar fragmentos de ADN que están disponibles en cantidades muy pequeñas. Por ejemplo, podría utilizarse para clonar ADN de una rara planta mutante. Los investigadores forenses utilizan la PCR para copiar los minúsculos rastros de ADN que en ocasiones se hallan en la escena de un delito.

## Existen diversos métodos para la inserción de genes clonados en células vegetales

Una vez que se ha clonado un gen, el siguiente paso para producir una planta transgénica es insertar el gen en células del vegetal. Cuando el plásmido Ti se utiliza como vector, este paso puede llevarse a cabo de dos maneras. Una manera es devolver el plásmido recombinante a *A.*

*tumefaciens*, la bacteria que suele contener el plásmido, y permitir que la bacteria infecte las células vegetales. La otra manera es introducir el plásmido recombinante directamente en las células vegetales. En ambos casos, el plásmido se insertará en parte, incluido el gen de interés, en los cromosomas de las células vegetales (*véase* el paso 3 de la Figura 14.2). El plásmido Ti es útil con Dicotiledóneas, que son susceptibles de manera natural a la infección de *A. tumefaciens*, pero no funciona tan bien con las Monocotiledóneas. Aunque recientemente se han desarrollado cepas modificadas de la bacteria que pueden infectar a las Monocotiledóneas con algo más de éxito, existen varios métodos alternativos que también pueden emplearse para introducir genes extraños en las plantas.

## *Método balístico o pistola de genes*

En ocasiones, las plantas transgénicas se producen disparando literalmente una pistola contra las células vegetales (Figura 14.6a). El blanco suelen ser células de cultivo (*véase* más adelante) o protoplastos, que son células a las que se les ha retirado la pared celular a través de un tratamiento con varias enzimas. Otro blanco de esta técnica son las células de los meristemos apicales de las plantas en crecimiento. Se apunta la pistola de genes a las células y se dispara. Una pantalla en la pistola impide que la envoltura abandone la pistola. Las micropartículas recubiertas con el gen de interés son expulsadas de la envoltura, pasan a través de un agujero en la pantalla y penetran en las células. Ocasionalmente, si se introducen suficientes copias del gen en las células, una o más copias se incorporarán a un cromosoma mediante recombinación cruzada. La utilización de las pistolas de genes es, tanto literal como figuradamente, un método tosco, ya que emplea una tecnología poco sofisticada, y no siempre tiene éxito.




**Figura 14.6. Dos métodos alternativos para introducir genes extraños en células vegetales.**

(a) Una pistola de genes dispara partículas recubiertas de ADN a las células vegetales. (b) Una fina aguja (derecha) inyecta genes directamente en el citoplasma de un protoplasto. Con ambos métodos, los genes introducidos en el citoplasma pueden en última instancia alcanzar el núcleo e incorporarse a los cromosomas.

## *Electroporación*

En la **electroporación**, se aplica una breve descarga de corriente eléctrica a una solución que contiene células vegetales y copias del gen de interés. La corriente crea pequeños poros en las membranas plasmáticas de las células, a través de las cuales algunas copias de los genes pueden acceder a las últimas. Si una de estas copias penetra en el núcleo, puede ser incorporada al cromosoma mediante recombinación. La electroporación es también un método brusco, pero funciona, pues se pueden tratar grandes cantidades de células al mismo tiempo. Cuando se incorpora un gen que confiere resistencia a los herbicidas junto con el gen de interés, la aplicación de un herbicida eliminará la gran mayoría de las células en las que no se ha producido la incorporación del gen.

## *Microinyección*

Los genes pueden inyectarse directamente en los protoplastos e incluso en el núcleo con una fina aguja bajo el microscopio (Figura 14.6b). Generalmente, se utiliza una micropipeta que realiza una suave succión para fijar el protoplasto, de manera que no sea desplazado por la aguja.

## *Liposomas*

Los liposomas son pequeñas esferas formadas por moléculas lipídicas que pueden fusionarse fácilmente con las membranas plasmáticas. Los liposomas se cargan de múltiples copias del gen de interés y se sitúan en estrecho contacto con los protoplastos. La fusión de los liposomas y los protoplastos se puede estimular añadiendo polietilenglicol u otros compuestos químicos. En este caso, la llegada de los genes al citoplasma tampoco asegura que éstos entren, posteriormente, en el núcleo o se incorporen a un cromosoma.

## En el cultivo de tejidos, se desarrollan plantas enteras a partir de células o tejidos aislados

El paso final para crear una planta transgénica es cultivar una planta completa a partir de una célula que ha incorporado un gen extraño a uno de sus cromosomas. Las plantas son organismos pluricelulares compuestos de muchos tipos de células distintas. Cada célula de un vegetal suele contener todos los genes del mismo y es totipotente, es decir, tiene la capacidad, al igual que un zigoto, de expresar cualquiera de dichos genes y de producir una planta entera. Si una célula individual da origen a una planta completa, está expresando su totipotencia.

En 1905, el botánico alemán Gottlieb Haberlandt reconoció la totipotencia de las células vegetales y llevó a cabo experimentos en los que aisló células individuales de plantas y trató de fomentar su desarrollo, para convertirlas en plantas nuevas. Haberlandt no tuvo éxito porque utilizó células muy diferenciadas. No obstante, a comienzos de la década de 1960, los científicos desarrollaron métodos de **cultivo de tejidos** o cultivo *in vitro*, que estimulaban células vegetales individuales para que expresaran su totipotencia en un medio artificial con nutrientes y hormonas. En el cultivo de tejidos, se pueden obtener células y tejidos de prácticamente cualquier parte de un vegetal, incluidos hojas, tallos, raíces, ápices de los vástagos y flores, e inducirlos a desarrollarse para convertirse en vegetales enteros. A menudo, las células forman primeramente una masa de células no diferenciadas denominada **callo**, que posteriormente se diferencia en embriones o en los tejidos y órganos del vegetal bajo la influencia de las hormonas presentes en el medio de cultivo (Figura 14.7). Existe también la posibilidad de extraer la pared celular de células seleccionadas del cultivo para producir protoplastos.

El **cultivo de anteras** es un modo de cultivo de tejidos en el que se colocan anteras de flores en un medio que hace que el polen se desarrolle, directamente, hasta convertirse en una planta sin producirse fecundación. El objetivo general del cultivo de anteras es producir plantas haploides, en los que se expresan todos los alelos, ya sean dominantes o recesivos. Las plantas haploides crecen de manera normal, pero son estériles, pues durante la meiosis no puede producirse apareamiento de cromosomas homólogos. Con todo, dichas plantas pueden tratarse con colchicina para obtener vegetales diploides homozigóticos, que sí se reproducen de manera normal (recordemos del Capítulo 13 que la colchicina evita la formación del huso durante la mitosis, lo que duplica el número de cromosomas). Las

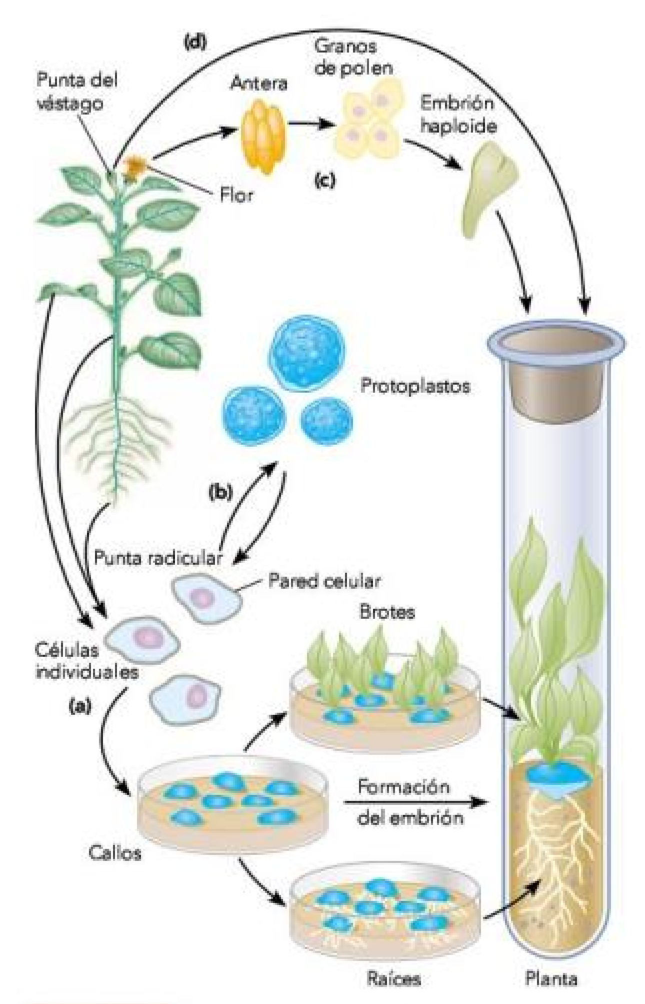



**Figura 14.7. Cultivo de tejidos vegetales.**
Una planta completa u órganos vegetales aislados, como tallos o raíces, pueden crecer a partir de células o tejidos aislados en un medio artificial que contenga nutrientes y hormonas.

plantas diploides homozigóticas serán genéticamente puras para todos los rasgos que expresen, una condición que necesitaría de incontables generaciones de selección mediante técnicas de cruzamiento tradicionales. Como cada grano de polen produce una planta fenotípicamente única, los agrónomos utilizan el cultivo de anteras para producir vegetales con muchos tipos de variaciones útiles.

En el **cultivo de meristemas** o ápices meristemáticos, los pocos milímetros superiores de un ápice del vástago se cultivan en un medio que estimula el desarrollo de yemas axilares en la base de cada hoja o primordio foliar para convertirse en un vegetal entero. Como las células en torno a los meristemos de los vástagos se dividen con fre-

cuencia, suelen estar libres de virus que puedan infectar al resto del vegetal. En consecuencia, el cultivo de meristemas es un método eficaz para producir grandes cantidades de vegetales sin virus, incluidos muchas plantas de interior y de cultivo, como los plátanos.

Para los propósitos de la Ingeniería Genética, el cultivo de tejidos aporta una manera de producir un número cualquiera de plantas transgénicas genéticamente idénticas a partir de una única célula vegetal que haya adquirido un gen extraño. Si el gen se introdujo en un protoplasto, éste puede ser inducido para que forme paredes celulares, y las células resultantes, para que generen plantas. Los vegetales generados a partir de estas células contienen el gen extraño en cada una de sus células.

### Repaso de la sección

1. **¿Qué es un plásmido y de qué manera puede actuar como vector?**
2. **Explica cómo funciona una enzima de restricción.**
3. **¿De qué forma la reacción en cadena de polimerasa clona fragmentos de ADN?**
4. **Explica cómo se utilizan las pistolas de genes para producir plantas transgénicas.**

## Logros y oportunidades de la Biotecnología Vegetal

La Asociación Americana para el Avance de la Ciencia señaló la capacidad de mover genes de un organismo a otro, como una de las cuatro revoluciones científicas principales del siglo XX. Las otras tres fueron: la comprensión de la estructura del átomo, el triunfo sobre la gravedad terrestre y el desarrollo de sofisticados sistemas informáticos.

La Tabla 14.1 muestra algunos de los hitos históricos que han tenido lugar durante el desarrollo de la Biotecnología Vegetal. En la década de 1980 comenzaron a aparecer vegetales, animales y bacterias obtenidos por Ingeniería Genética. Ya por el año 2000, más de la mitad de la soja y una tercera parte del maíz del mundo procedían de plantas modificadas genéticamente (MG). Los productos de estos vegetales están presentes en cientos de alimentos, como la comida para animales, los cereales, el aceite para cocinar, los almíbares y las bebidas gaseosas.

La Ingeniería Genética en los vegetales persigue un objetivo sencillo: transferir genes a partir de un abanico de organismos a las plantas, donde dichos genes pueden ser expresados para producir rasgos útiles que no suelen encontrarse en las plantas-huésped. En esta segunda mitad del capítulo, veremos varios ejemplos de plantas transgénicas creadas hasta la fecha. A continuación, comentaremos algunos de los problemas relativos a la producción de plantas transgénicas y estudiaremos varias de las futuras oportunidades que aguardan a la Biotecnología Vegetal.

### La Ingeniería Genética ha creado plantas más resistentes a las plagas y a unas condiciones del suelo duras, así como más productivas

Los vegetales han sido manipulados genéticamente para ser más resistentes a insectos, hongos y virus. Un buen ejemplo de este tipo de cambio es la resistencia adquirida de las plantas a los insectos, gracias a la introducción del gen *Bt*, que estudiamos al principio de este capítulo. Una técnica más directa produce plantas resistentes a devastadoras enfermedades víricas. Por ejemplo, un gen que codifica para una cápside vírica se ha transferido a la planta del tomate, con el resultado de lograr plantas resistentes a virus. La resistencia surge porque las plantas producen la proteína que, bien impide que el virus se una a las células vegetales, o bien bloquea su replicación en el interior de éstas. Esta tecnología se ha aplicado a otras tantas plantas de cultivo y enfermedades víricas. Por ejemplo, se crearon papayas resistentes al devastador virus de la mancha anular mediante la introducción de un gen de cápside vírica en un cromosoma de la papaya (Figura 14.8).

La alianza entre la Fisiología Animal y la Biotecnología Vegetal ha logrado crear vegetales que utilizan anticuerpos para evitar enfermedades. Las células de ratones son inducidas a crear anticuerpos contra toxinas específicas liberadas por organismos que provocan enfermedades en los vegetales. Los genes que codifican para estos anticuerpos se aíslan e incorporan a los cromosomas vegetales, lo que da origen a plantas transgénicas que pueden producir por sí mismos los anticuerpos (llamados «planticuerpos»). Los anticuerpos se unen a las toxinas y las neutralizan, haciendo que los vegetales se vuelvan resistentes a estas enfermedades.

Las plantas también han sido modificadas genéticamente para ser resistentes a las sequías o al exceso de salinidad, de acidez u otras alteraciones del suelo. El cuadro *Biotecnología* de la página 349 expone algunos de los métodos utilizados para incrementar la tolerancia de los vegetales a la sal. En los suelos ácidos, existe un exceso de aluminio en la solución, el cual es tóxico para muchos vegetales. Para solventar este problema, los científicos han transferido genes que codifican



**Tabla 14.1 Algunos acontecimientos importantes en el desarrollo de la Ingeniería Genética vegetal**

| Año | Acontecimiento |
|---|---|
| 1866 | Gregor Mendel determina las leyes básicas de la herencia |
| 1882 | Walter Fleming observa los cromosomas |
| 1944 | Oswald Avery, Colin MacLeod y Maclyn McCarty demuestran que el ADN es el material genético |
| 1944 | Frederick Sanger utiliza la cromatografía para determinar la secuencia de aminoácidos de la insulina |
| 1947 | Se descubre la transferencia genética mediante plásmidos |
| 1947 | Barbara McClintock enuncia la existencia de los transposones |
| 1953 | James Watson y Francis Crick determinan la estructura del ADN |
| 1957 | Francis Crick y George Gamov proponen el dogma central de la biología molecular al explicar cómo los genes codifican para proteínas |
| 1961 | Marshall Nirenberg descifra el primer codón |
| 1964 | Charles Yanofsky y sus colegas demuestran que las secuencias de nucleótidos del ADN se corresponden con las secuencias de aminoácidos de las proteínas |
| 1965 | Se descubren las enzimas de restricción |
| 1969 | Se aísla el primer gen a partir de bacterias |
| 1972 | Paul Berg utiliza las enzimas de restricción y la ADN-ligasa para crear la primera molécula de ADN recombinante |
| 1973 | Stanley Cohen, Annie Chang y Herbert Boyer crean el primer organismo transgénico, una bacteria con un gen vírico |
| 1976 | Se funda la primera empresa de Ingeniería Genética, Genentech, en California, EE UU |
| 1977 | Frederick Sanger anuncia su método de terminación de cadena en la secuenciación del ADN |
| 1978 | La compañía Genentech y el Centro Médico Nacional *City of Hope*, anuncian la producción en el laboratorio de un gen para la insulina humana |
| 1980 | La insulina humana se convierte en el primer producto útil creado en bacterias transgénicas |
| 1980 | Se expide la primera patente de bacterias obtenidas por Ingeniería Genética |
| 1983 | Eli Lilly recibe un permiso para crear insulina humana |
| 1985 | Kary Mullis desarrolla la reacción en cadena de la polimerasa |
| 1985 | Se inventa el primer secuenciador automatizado de ADN |
| 1985 | Por primera vez se prueban sobre el terreno vegetales transgénicos resistentes a enfermedades |
| 1985 | La EPA o *Environmental Protection Agency* autoriza la salida al mercado del primer cultivo obtenido por Ingeniería Genética, una planta de tabaco |
| 1986 | Se realiza el primer estudio sobre el terreno de una planta obtenido por Ingeniería Genética |
| 1987 | Se conceden patentes de Ingeniería Genética sobre animales y plantas |
| 1987 | La compañía *Advanced Genetic Sciences* lleva a cabo una investigación sobre el terreno en bacterias que impidan la formación de hielo en las fresas |
| 1987 | La empresa Calgene obtiene una patente para alargar la vida de los tomates en el almacén mediante la producción de ARN antisentido que inhibe al gen de poligalacturonasa |
| 1990 | Se anuncia la transformación del maíz mediante la aplicación de una pistola de genes |
| 1994 | La empresa Calgene consigue el visto bueno de la Agencia Estadounidense de la Alimentación y el Medicamento para el tomate Flavr Savr® |
| 2000 | El genoma de *Arabidopsis thaliana* es secuenciado en su totalidad |
| 2002 | El genoma del arroz (*Oryza sativa*) es secuenciado en su totalidad |

para la enzima citrato-sintasa de la bacteria *Pseudomonas aeruginosa* a *Arabidopsis* y a la papaya. Las plantas que poseen los genes producen un exceso de citrato, que expulsan por sus raíces. El citrato se enlaza en el suelo con iones de aluminio, lo que evita que las plantas absorban el metal y les permite crecer en tal tipo de suelos. *Arabidopsis* también ha sido modificada genéticamente para expresar un gen bacteriano que permite a la planta convertir el metilmercurio (una forma de mercurio extremadamente tóxica que se acumula en la cadena alimenticia) en compuestos de mercurio



**Figura 14.8.** Papayas resistentes a los virus.

El árbol de la papaya (*Carica papaya*) que vemos a la izquierda, recibió un gen que codifica para la cápside vírica de la mancha anular, haciéndolo resistente a dicho virus. El árbol de la derecha carece del gen y es susceptible a la infección por parte del virus.

menos tóxicos. Los vegetales con este gen pueden crecer en presencia de concentraciones de metilmercurio que bloquean la germinación de plantas normales. Las plantas transgénicas podrían ser provechosas en la labor de limpieza de los suelos contaminados con metilmercurio.

Los ingenieros genéticos han incrementado la productividad de las plantas de cultivo creando plantas transgénicas que producen más semillas o más frutos, que presentan formas de crecimiento que permiten un cultivo más eficiente y que son resistentes a los herbicidas utilizados para eliminar las malas hierbas del campo. Hoy en día, se pueden encontrar en el mercado semillas de un gran número de variantes vegetales resistentes a herbicidas. Por ejemplo, algunas son resistentes al glifosato, un potente herbicida biodegradable que inhibe la síntesis de aminoácidos aromáticos y, en consecuencia, elimina la mayoría de los vegetales. Algunas plantas resistentes al glifosato poseen muchas copias extra del gen que codifica para la EPSP-sintetasa, la enzima inhibida por el glifosato. Las copias extra permiten al vegetal producir cantidades suficientes de aminoácidos aromáticos cuando se les aplica glifosato. Otras plantas resistentes al glifosato poseen enzimas de bacterias que no son inhibidas por el glifosato. Ambos tipos de vegetales modificados genéticamente pueden sobrevivir, mientras que otros mueren a causa del herbicida (Figura 14.9).

Una variante de arroz transgénico desarrollada en China contiene un gen anti-senescencia. Los vegetales con este gen acumulan almidón en sus granos durante más tiempo que los vegetales normales. Como resultado, esta variedad de arroz muestra unos incrementos iniciales en la productividad del cultivo de hasta un 40% por encima del arroz común.

## Las plantas transgénicas contribuyen a la salud y nutrición humanas

Actualmente, las plantas modificadas genéticamente producen un número de proteínas de gran importancia médica en el uso humano. Los alcaloides con propiedades anticancerígenas son fabricados por medio de células vegetales de cultivo en las que se han insertado copias adicionales de genes que codifican para enzimas claves en la producción



**Figura 14.9.** Maíz resistente a herbicidas.

Las plantas de maíz de la izquierda han recibido copias extra del gen que codifica para la EPSP-sintetasa, la cual es inhibida por el herbicida glifosato. Estas plantas sobrevivieron cuando se aplicó glifosato para eliminar las filas de malas hierbas. Las plantas de maíz normales con dos copias del gen (derecha) necesitan que las malas hierbas sean retiradas a mano.

BIOTECNOLOGÍA

## Ingeniería Genética para la creación de plantas tolerantes a la sal

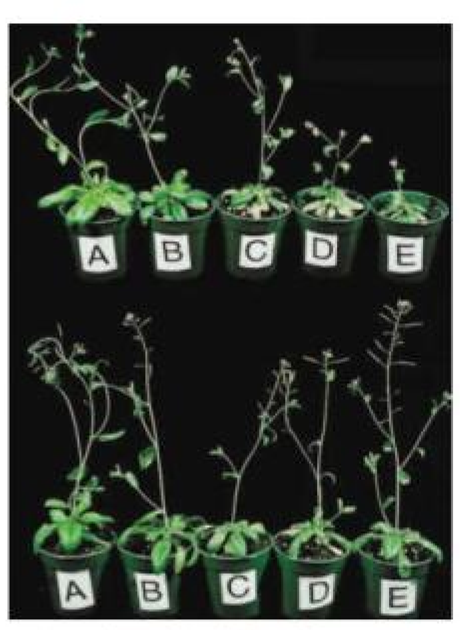
Un exceso en la salinidad del suelo reduce la producción de alimentos en casi un tercio de las tierras cultivadas del planeta. La superficie agrícola irrigada, de gran productividad, es particularmente vulnerable a la salinidad, pues cada ciclo de riego deja atrás sales disueltas, que gradualmente alcanzan una mayor concentración en el suelo. En la antigua Mesopotamia, en el territorio entre los ríos Tigris y Eúfrates que actualmente es Irak, la acumulación de sal en el suelo obligó a las antiguas civilizaciones a sustituir el cultivo del trigo, muy sensible a la sal, por el centeno, un cereal menos útil, pero más tolerante. Al final, la producción de alimentos comenzó a fallar, y las civilizaciones a decaer. Muchas áreas irrigadas en Estados Unidos presentan concentraciones de sal en el suelo que reducen la productividad y limitan qué cultivos se pueden producir. La salinidad de los ríos aumenta desde su nacimiento en las montañas a su desembocadura en el océano. La mitad de este incremento de sal procede del suelo, de las rocas y de los manantiales termales. La otra mitad procede de la actividad humana. El agua de los ríos, a medida que se acerca al océano, es con frecuencia demasiado salada para las plantas o los animales.

La mayoría de los problemas derivados de la salinidad denotan un exceso de cloruro sódico, o sal común, un componente habitual de la corteza terrestre. Los animales necesitan sal ionizada (iones de sodio y de cloruro) para sobrevivir, si bien la sal es necesaria en el espacio intercelular. En el citoplasma, los iones de cloruro no son nocivos, pero un exceso de iones de sodio es tóxico. Las células animales consagran hasta un tercio de su energía metabólica a expulsar los iones de sodio fuera del citoplasma. Aunque los vegetales no necesitan cloruro sódico, para sus células los iones de sodio son igualmente tóxicos y, por ello, un exceso de salinidad en el suelo entorpece el crecimiento vegetal y la producción de alimentos.

Los científicos utilizan la obtención tradicional, el cultivo de tejidos y la Ingeniería Genética para aumentar la tolerancia a la sal de las plantas de cultivo. Los agrónomos cruzan variedades de plantas sensibles a la sal, como el trigo, con variedades tolerantes a la sal de la misma especie o, de manera más frecuente, con otras gramíneas emparentadas. Dichos cruzamientos requieren experimentos sobre el terreno durante varias generaciones para lograr la estabilización genética. Mediante experimentos de cultivo *in vitro*, los investigadores producen un gran número de células y buscan las que toleran grandes concentraciones de sal en el medio de cultivo. Las células tolerantes a la sal generan posteriormente vegetales completos. Por medio de estas técnicas, los científicos han producido un buen número de variedades de trigo, de arroz y de sorgo tolerantes a la sal.

La Ingeniería Genética aplicada al incremento de la tolerancia a la sal se ha centrado hasta ahora en la producción de plantas con copias extra de un gen que codifica para una bomba de iones de sodio. Cuando se añaden copias extra de un gen particular a un organismo hablamos de sobre-expresión del gen. Las plantas de *Arabidopsis* y del tomate resistentes a la sal producidas a tenor de este método toleran los altos niveles externos de sal mediante el bombeo del exceso de iones de sodio al exterior del citoplasma, hacia el espacio intercelular o la vacuola central. Las células compensan el incremento en la concentración de solutos del espacio intercelular y la vacuola central produciendo más solutos citoplásmicos no tóxicos, como el aminoácido hidroxiprolina. La clave para el éxito comercial de estos vegetales modificados genéticamente será la producción de frutos sin una concentración tan elevada de sodio, de manera que no presenten un sabor salado.

Los científicos también han estudiado la posibilidad de transferir genes de bacterias altamente tolerantes a la sal, también llamadas halófilas, a los cultivos. En ocasiones, las bacterias halófilas crecen en extraordinarias condiciones de salinidad, como en las salinas donde se evapora el agua marina para obtener sal. Es más, estas bacterias pueden precisar estas condiciones para poder sobrevivir. Resultará interesante investigar qué genes permiten a las bacterias halófilas tolerar la salinidad extrema, y tales investigaciones podrían aumentar con el tiempo la producción de alimentos cultivados en suelos con exceso en la concentración de sal.




Las cinco plantas de *Arabidopsis* de la parte superior poseen dos copias de un gen para el bombeo de iones de sodio. Las cinco plantas de abajo poseen copias extra de ese mismo gen y son tolerantes a la sal. La concentración de cloruro sódico era cercana a cero en las macetas A, de 50 mM en las B, 100 mM en las C, 150 mM en las D, y 200 mM en las E.

de los alcaloides. Las células transgénicas del tabaco sintetizan tanto las cadenas de polipéptidos $\alpha$ como las $\beta$ de la hemoglobina humana, la molécula que transporta el oxígeno en la sangre. En el Capítulo 1, vimos cómo las patatas modificadas genéticamente (y frutas como los plátanos) se están utilizando para fabricar vacunas comestibles para una cepa de *E. coli* que provoca diarrea aguda. Mediante métodos similares, los científicos han sido capaces de estimular la producción de anticuerpos contra el virus de la rabia, así como la resistencia a la rabia alimentando a ratones con hojas de espinacas que contienen genes víricos. Las vacunas comestibles podrían tener un inmenso valor en países carentes de medios de transporte, de refrigeración y económicos, para costear las vacunas tradicionales. La Organización Mundial de la Salud de las Naciones Unidas calcula que cada año mueren diez millones de niños en los países en desarrollo a causa de enfermedades que podrían prevenirse mediante vacunación.

Las plantas también pueden modificarse para producir vitaminas y acumular minerales de los que carece la dieta humana de ciertas regiones del mundo. La mitad de la población mundial sufre una dieta deficiente en determinadas vitaminas o minerales, por lo que los cultivos con niveles de nutrientes incrementados son increíblemente importantes para nuestro futuro. Un destacado descubrimiento en este área, a cargo de los ingenieros genéticos vegetales, es la inducción de la biosíntesis de la provitamina A en el endosperma del arroz, lo que da lugar al llamado arroz dorado (*véase* Figura 1.6). Los científicos también han usado la Ingeniería Genética para incrementar de forma considerable el contenido de carotenoides, de los que proviene la vitamina A, en las plantas que producen aceite para cocinar. Alrededor de 154 millones de niños en todo el mundo presentan deficiencia de vitamina A. Como ya vimos en el Capítulo 1, la escasez de vitamina A es una de las principales causas de ceguera y muerte en aquellas regiones en las que el arroz es el alimento básico de la dieta.

Recientemente, los ingenieros genéticos han logrado transferir el gen que codifica para la proteína ferritina, responsable de los enlaces con el hierro, de la soja a la planta del arroz. Las plantas que contienen el gen acumulan hasta tres veces más hierro que las plantas que carecen de él. Una ración de comida de este arroz rico en hierro podría aportar del 30% al 50% del hierro diario que precisa un adulto. La urgencia de un arroz rico en hierro es muy grande, ya que éste aporta niveles más bajos de hierro que los necesarios para las personas que dependen de él como su principal fuente de alimento, y que no pueden permitirse suplementos minerales. En el mundo, dos mil millones de personas corren el riesgo de sufrir graves carencias de hierro, sobre todo aquellos con dietas basadas fundamentalmente en productos vegetales. Entre las personas que corren este riesgo, hay 400 millones de mujeres en edad de procrear que sufren anemia. Dichas mujeres tienden a dar a luz a niños nacidos muertos o con un peso por debajo de lo normal, y tienen más posibilidades de morir durante el parto. La carencia de hierro afecta a más de 500 millones de niños, muchos de los cuales mueren por esta causa. Un beneficio añadido del arroz modificado genéticamente es que presenta un 20% más de proteínas que el arroz normal, por lo que puede ayudar a prevenir enfermedades provocadas por una deficiencia proteínica grave.

## Los cultivos generados por Ingeniería Genética requieren un profundo estudio de campo y de mercado, antes de ser autorizados

Los avances en la Biotecnología llevan su tiempo. Supongamos que un nuevo vegetal modificado genéticamente utiliza un gen bacteriano para producir una proteína con altos niveles de aminoácidos necesarios para la dieta humana. Después de que tal investigación se haya llevado a cabo con éxito, se realizan estudios sobre el terreno, así como nutricionales, durante varios años, antes de que el vegetal pueda considerarse genéticamente estable, útil y seguro. Lo que suele ocurrir es que los estudios sobre el terreno revelan algún fallo que requiere de unos ajustes y cambios mínimos, los cuales llevan aún más tiempo. Por ejemplo, puede haber aumentado la sensibilidad del nuevo vegetal a una enfermedad fúngica determinada, o puede que no responda bien a los períodos de sequía. Por todo ello, el proceso completo, desde el principio de la investigación hasta que la planta modificada se lance al mercado, puede tardar hasta seis años.

Un ejemplo de los desafíos prácticos a los que la Biotecnología Vegetal ha de hacer frente lo podemos ver en la Ingeniería Genética de las plantas de algodón (*Gossypium* sp.). Como probablemente sepas, un problema relativo a las prendas de algodón es que se arrugan con mayor facilidad que las prendas que se fabrican con una mezcla de algodón y poliéster. Algunos ingenieros genéticos están intentando resolver este problema mediante la producción de plantas de algodón que generen poliéster, además de algodón. Sin embargo, las plantas transgénicas que han creado hasta ahora no producen una cantidad substancial de poliéster en la cápsula, o fruto, donde se hallan las fibras de algodón.

## EL FASCINANTE MUNDO DE LAS PLANTAS

### Cruzamientos amplios entre plantas

En los animales, el cruzamiento de organismos de distintas especies o géneros no suele tener éxito porque, aunque la fecundación tenga lugar, los embriones no suelen desarrollarse. En cambio, en las plantas, dichos cruzamientos suelen tener éxito. El éxito de estos cruzamientos amplios podría denotar que los vegetales están más íntimamente emparentados de lo que parece.

Un buen ejemplo de un cruzamiento amplio en vegetales es la producción del triticale o tritical, un híbrido del trigo (*Triticum aestivum*) y el centeno (*Secale cereale*). Este cruzamiento se produce de manera ocasional tanto en la naturaleza como en el laboratorio. El interés de los agrónomos por el triticale radica en que desearían transferir algunos rasgos deseables del centeno al trigo, incluida la resistencia a varias enfermedades, sequías y otras tensiones medioambientales.

El trigo común posee 42 cromosomas, y el centeno, 14. Cuando los gametos del trigo (n = 21) y los del centeno (n = 7) se combinan en un cruzamiento, el vegetal híbrido resultante posee 28 cromosomas y es estéril. Si el número de cromosomas del híbrido se duplica en 56, se obtiene un híbrido fértil de nombre *triticale octoploide*.



Mostaza india (izquierda), carraspique alpino (derecha) y un híbrido (centro), todos en un suelo con altos niveles de plomo, zinc y níquel.

El *triticale octoploide* no es estable. Durante los años siguientes, el número de cromosomas disminuye gradualmente hasta los 42, a causa de la pérdida de cromosomas del centeno. El híbrido de 42 cromosomas, conocido como *triticale hexaploide*, es genéticamente estable y contiene algunos segmentos de cromosomas de centeno debido a las translocaciones.

También se pueden realizar cruzamientos amplios fusionando protoplastos de especies diferentes y generando una planta entera a partir del protoplasto híbrido resultante. Si los protoplastos se derivan de plantas íntimamente emparentadas, las translocaciones entre cromosomas darán lugar a interesantes híbridos potencialmente útiles. Por ejemplo, la fusión de protoplastos ha sido empleada para producir un híbrido de la mostaza india (*Brassica juncea*) y el carraspique alpino (*Thlaspi caerulescens*). La mostaza india tolera el plomo, pero no el zinc o el níquel, mientras que el carraspique alpino tolera el zinc y el níquel, pero no el plomo. El vegetal híbrido tolera los tres metales. En un suelo con altos niveles de estos tres metales, los vegetales progenitores crecen a duras penas, mientras que el híbrido se desarrolla en todo su esplendor.

---

Obviamente, es necesario investigar en mayor profundidad los mecanismos por los que se controla la expresión del gen para la síntesis del poliéster en varios tejidos.

El tomate Flavr Savr® (Figura 14.10) es otro ejemplo de los desafíos de la Biotecnología. Para que los tomates tengan buen sabor deben madurar en la rama, pero los tomates maduros se pudren durante el transporte. Por otro lado, los tomates que no se estropean durante el transporte se recogen cuando están verdes, por lo que no suelen tener sabor. El tomate Flavr Savr® fue modificado genéticamente para poseer un gen que reduce la producción de la enzima poligalacturonasa, que degrada las paredes celulares y hace que el tomate se ablande durante la maduración. Los tomates Flavr Savr® se pudrían más despacio que los tomates normales, por lo que se podían recolectar cuando estaban maduros y no verdes. En 1994, el tomate Flavr Savr® se convirtió en el primer vegetal modificado genéticamente aprobado por la *FDA* o Agencia Estadounidense de la Alimentación y el Medicamento. Con todo, fue retirado del mercado después de unos años porque la recolecta mecanizada y el sistema de empaquetamiento dañaban los frutos madurados en la rama. Además, el tomate presentaba una menor resistencia a las enfermedades, y las cosechas eran menos abundantes que las de tomates normales, por lo que en conjunto resultaba más gravoso. Por último, no crecía bien en los suelos arenosos de Florida, una de las principales regiones productoras de tomate en Estados Unidos. Las futuras investigaciones y el intercambio de opiniones entre mejoradores y productores de tomate podrían con el tiempo hacer frente a estas dificultades, lo que permitiría que se cumpla el objetivo original de este cultivo modificado genéticamente.





**Figura 14.10.** Tomates resistentes al ablandamiento.

Los tomates Flavr Savr® (izquierda) se desarrollaron genéticamente para evitar que se estropearan durante el transporte, y ser así recolectados después de haber madurado en la rama. Los tomates normales (derecha) se estropean poco después de madurar.

## Los cultivos generados por Ingeniería Genética han de ser seguros para el Medio Ambiente y para los consumidores

Como mencionamos anteriormente, durante miles de años, la mejora vegetal de manos de los agricultores y, más tarde, de los científicos, ha introducido nuevos alelos en las plantas. Aún así, la introducción de genes extraños en plantas a través de la Ingeniería Genética ha despertado la alarma por la seguridad de las plantas y de los alimentos derivados. Por ejemplo, imaginemos que una vacuna comestible producida por un vegetal modificado genéticamente provoca una grave reacción alérgica en algunas personas que han ingerido dicho vegetal. O supongamos que los genes resistentes a herbicidas se trasladan de las plantas de cultivo a las malezas. ¿Se originarían entonces «súper-malezas»? Dicho movimiento de genes podría tener lugar mediante el uso de vectores víricos o bacterianos naturales, o mediante **cruzamientos amplios**, reproducciones que en ocasiones tienen lugar en la naturaleza entre vegetales relativamente poco emparentados (*véase* el cuadro *El fascinante mundo de las plantas* en la página 353).

El arroz dorado, el arroz creado genéticamente que contiene niveles aumentados de Vitamina A, ha sido muy criticado, tanto por motivos ambientales como nutricionales. En términos de seguridad ambiental, a los críticos les preocupa que los genes resistentes a antibióticos utilizados en la creación del arroz dorado puedan transferirse a bacterias causantes de enfermedades en plantas y animales. Aunque dichas transferencias son poco probables, podrían ocurrir, por ejemplo, en el intestino de las abejas que consumen polen de vegetales transgénicos.

En lo que se refiere al valor nutricional del arroz dorado, algunas personas han argumentado que el arroz dorado podría aportar demasiada vitamina A, con el consiguiente riesgo de toxicidad, a la dieta de las personas que fundamentalmente se alimentan de arroz. Los expertos en nutrición señalan que los individuos malnutridos suelen estar faltos de varios nutrientes además de la vitamina A y que la absorción de vitaminas en dichos individuos se ve reducida. Otros críticos sostienen que el arroz dorado no tiene *suficiente* vitamina A. Los cálculos acerca de cuánto arroz dorado debería ingerir una persona para obtener el aporte diario completo de vitamina A oscilan entre menos de 0,5 kilogramos y casi 7 kilogramos. Los críticos también subrayan que la popularidad del arroz pulido, al que se le retira la capa de aleurona rica en vitamina A, puede deberse a los esfuerzos de marketing que persuadieron a muchos asiáticos para que optasen por el arroz pulido en lugar de por el arroz no pulido, cuya capa de aleurona está intacta y, por lo tanto, contiene la suficiente vitamina A. Además, la vitamina A producida en las verduras verdes y de hoja podría ser suficiente para la mayoría de las dietas. Estos críticos afirman que el arroz dorado es innecesario si las personas vuelven a alimentarse de arroz no pulido y plantan variedades de cultivos que les aporten una nutrición adecuada.

Las preocupaciones relativas al marketing y los beneficios rodean la implantación del arroz dorado. Mediante un acuerdo con la compañía de Ingeniería Genética que patrocinó su desarrollo, las semillas de arroz dorado serán suministradas de forma gratuita a los agricultores cuyos ingresos sean inferiores a 10.000 dólares al año. Con todo, al menos 70 patentes están detrás de las técnicas que condujeron a la producción de arroz dorado, y no todos los titu-

lares de las patentes han accedido a la distribución gratuita de las semillas. Tampoco queda claro si a los agricultores se les permitirá quedarse con las semillas para replantarlas o si el arroz dorado precisa de costosos fertilizantes y pesticidas para lograr una producción máxima.

Lógicamente, si todas las personas vivieran en granjas, cultivaran una variedad de frutas y verduras, y cuidaran su dieta, el arroz dorado no sería necesario. Pero el hecho es que la mayoría de las personas viven en ciudades y dependen de la producción agrícola y de los sistemas de distribución para el suministro de cantidades suficientes de alimentos nutritivos. En los países desarrollados, muchos de nuestros alimentos están enriquecidos con vitaminas. Mientras que algunas de las preocupaciones de los críticos del arroz dorado parecen fundadas, de manera general, otros argumentos contra el arroz dorado y los cultivos MG parecen tener su origen en la competencia, tanto en el mercado nacional como entre países que tratan de hacerse un hueco en el mercado mundial. Aquellos que intentan vender cultivos tradicionales no quieren que los cultivos MG ganen cuota de mercado, por lo que pueden tratar de fomentar una preocupación pública arbitraria. Algunas de las quejas contra los vegetales MG son similares a algunas hechas cuando los tractores amenazaban con sustituir a los caballos. Las ventajas de los caballos, que prestan fertilizantes y transporte, además de tirar del arado, no fueron reemplazadas por las ventajas de los tractores, que contaminan el aire y necesitan combustible. Aun así, un agricultor que usa un tractor puede alimentar a más personas que un agricultor que utiliza un caballo. Del mismo modo, los cultivos MG estrictamente analizados ofrecen la posibilidad de alimentar a más personas que los cultivos tradicionales.

Obviamente, los alimentos derivados de vegetales modificados genéticamente deben ser examinados a fondo y rigurosamente antes de que se apruebe su producción, para tener la seguridad de que no transmiten genes dañinos a otros organismos y de que son seguros para el consumo humano. Se debe alcanzar un equilibrio entre aquellos que sólo ven las soluciones que proporcionan los vegetales MG y aquellos que sólo ven los problemas.

## El futuro depara numerosas oportunidades para la Biotecnología Vegetal

Actualmente, se están llevando a cabo numerosos experimentos interesantes en el campo de la Biotecnología Vegetal. En los próximos 25 años, será necesario otro incremento del 50% en la producción de arroz para alimentar a la creciente población asiática. También serán necesarios aumentos análogos en la producción de trigo y de maíz. En consecuencia, los productores vegetales están muy interesados en la transferencia de los genes responsables del incremento de la productividad a las plantas de cultivo que carecen de dichos genes, pero que pueden poseer otros rasgos útiles, como la resistencia a enfermedades o la tolerancia a las sequías. Por ejemplo, los científicos pretenden utilizar tanto la Ingeniería Genética como la mejora tradicional para rediseñar la planta del arroz desde un principio. Su objetivo es aumentar aún más la productividad, al tiempo que se reduce la cantidad de agua y fertilizantes necesarios para el cultivo del arroz. Este programa ilustra la estrategia general que se proyecta ahora para todos los cultivos básicos: la labor continua de la mejora tradicional actuará de la mano con la moderna labor de la Biotecnología Vegetal.

Otros científicos tratan de aumentar el rendimiento de los cultivos introduciendo en el arroz y en otras plantas $C_3$ los genes para la fotosíntesis $C_4$. Recordemos del Capítulo 10 que las plantas $C_4$ son mucho más eficaces en la fijación de carbono, pues incorporan dióxido de carbono a cuatro compuestos de carbono en las células del mesófilo, limitando así la fotorrespiración. Si se logra introducir con éxito la ruta fotosintética $C_4$ en el arroz, la producción de arroz aumentaría significativamente en las áreas con elevadas temperaturas y gran intensidad de luz donde, generalmente, se cultiva el arroz. Un obstáculo potencial para esta introducción es que el arroz carece de la distintiva anatomía tipo Kranz con frecuencia asociada con las plantas $C_4$. No obstante, recientemente se descubrió que una Angiosperma acuática, *Hydrilla verticillata*, realiza la fotosíntesis $C_4$ aunque carece de anatomía tipo Kranz. En el 2003, los científicos ya habían modificado genéticamente el arroz para expresar dos de los tres genes requeridos para la fotosíntesis $C_4$. El arroz con estos dos genes fijaba el carbono como lo hacen las plantas $C_4$. Sobre el terreno, las plantas de arroz que contenían cualquiera de estos dos genes producían entre un 10% y un 35% más de granos que el arroz no modificado. Las investigaciones para introducir los tres genes $C_4$ en el arroz continúan.

Un equipo de investigadores distinto ha identificado dos genes que controlan la liberación de semillas en los frutos de la *Arabidopsis*. Estos genes imposibilitan un fenómeno denominado *liberación explosiva* o *desgrane*, que sucede cuando los frutos se rompen súbitamente y liberan las semillas. La transferencia de estos genes a través de la Ingeniería Genética sería muy útil para ciertos vegetales de cultivo. Por ejemplo, los agricultores que cultivan canola para la obtención de aceite (que procede de las se-

millas) pueden perder la mitad de su cosecha si se produce un desgrane. Para estos agricultores, una variedad de canola con una liberación de semillas retardada resultaría muy valiosa económicamente hablando.

Otros investigadores trabajan con mutantes de *Arabidopsis* con una absorción incrementada de iones de hidrógeno a través de las puntas radicales. Si los iones de hidrógeno son retirados del suelo, éste se vuelve menos ácido, y esta menor acidez hace que los iones de aluminio precipiten, reduciéndose así la absorción de aluminio por parte del vegetal. Una vez que el gen mutante haya sido identificado, los científicos deberían poder transferirlo de *Arabidopsis* a las plantas de cultivo, aumentando la productividad de suelos con niveles tóxicos de aluminio.

Entre algunos de los objetivos no alcanzados por la Biotecnología Vegetal, encontramos caracteres para los que no han sido aislados los genes, o rasgos controlados por múltiples genes. Uno de dichos rasgos es la fijación de nitrógeno. Como estudiamos en el Capítulo 10, las bacterias que viven en el suelo o en las raíces de algunas plantas convierten el nitrógeno atmosférico en compuestos de nitrógeno que las plantas pueden utilizar. Como la fijación de nitrógeno comporta una asociación entre vegetales y bacterias, hay varios genes implicados. Es más, las plantas que presentan esta asociación realizan un aporte considerable de ATP al proceso. En consecuencia, dotar a los vegetales con la capacidad de fijar nitrógeno supondrá más que la simple transferencia de un único gen de las bacterias a los vegetales. Podría requerir la modificación de la producción de ATP y la expresión específica celular de los genes transferidos en los vegetales transgénicos. Una mayor investigación sobre el mecanismo de activación de los genes en los vegetales contribuiría a la resolución de este tipo de problemas.

## La Genómica y la Proteómica prestarán la información necesaria para futuras iniciativas dentro de la Ingeniería Genética

Los genes que controlan numerosos procesos vegetales no han sido aún identificados, por lo que evidentemente es imposible transferir dichos genes de un vegetal a otro. En consecuencia, los botánicos están muy interesados en descubrir la localización y función de los genes vegetales. El conjunto completo del ADN de un organismo se conoce como **genoma**, y la ciencia que determina la secuencia de nucleótidos de genomas enteros se denomina **Genómica**. Como la secuencia de nucleótidos de un gen especifica la secuencia de aminoácidos de una proteína, la Genómica está relacionada con la **Proteómica**, la ciencia que se encarga de secuenciar todas las proteínas de un organismo y de comprender sus funciones. Los avances en un campo suponen avances en el otro. Por ejemplo, si se pueden secuenciar unos pocos aminoácidos en una proteína, entonces la secuencia de nucleótidos correspondiente en el gen que codifica para esa proteína se puede asociar a una localización cromosómica específica.

Los científicos determinan la secuencia de nucleótidos de un genoma utilizando enzimas de restricción para dividir los cromosomas en muchos fragmentos (Figura 14.11). Cada fragmento se clona y secuencia (*véase* el cuadro *Biotecnología* en la página siguiente), y se analizan las secuencias de los distintos fragmentos que se solapan para establecer la secuencia de cada cromosoma. La secuencia de los aminoácidos en una proteína se determina de un modo básicamente semejante. Las proteasas, enzimas que rompen las cadenas de polipéptidos entre aminoácidos específicos, dividen la proteína en fragmentos. Cada fragmento se secuencia, y el análisis de las secuencias que se solapan en los distintos fragmentos revela la secuencia com-

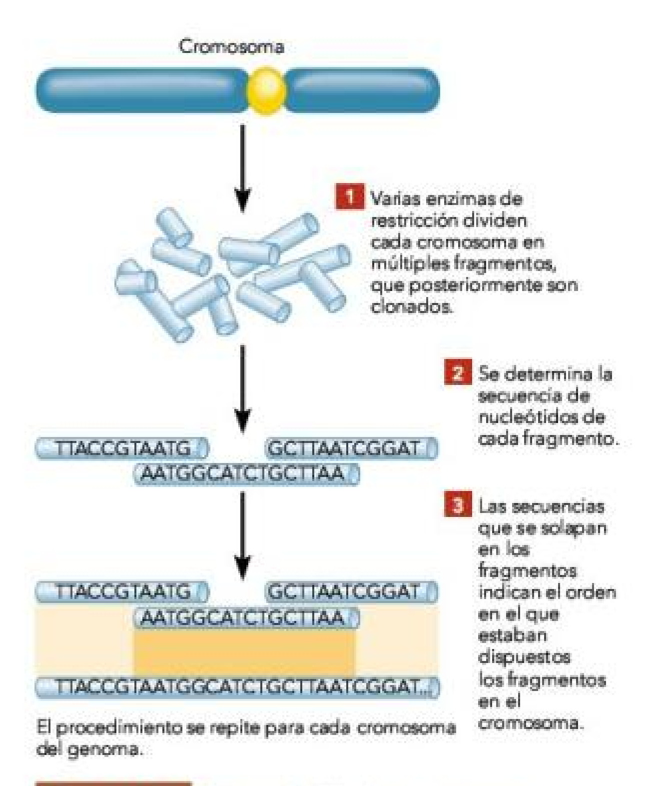



**Figura 14.11. Secuenciación de un genoma.** Existen tres pasos básicos para establecer la secuencia de nucleótidos en el genoma de un organismo.

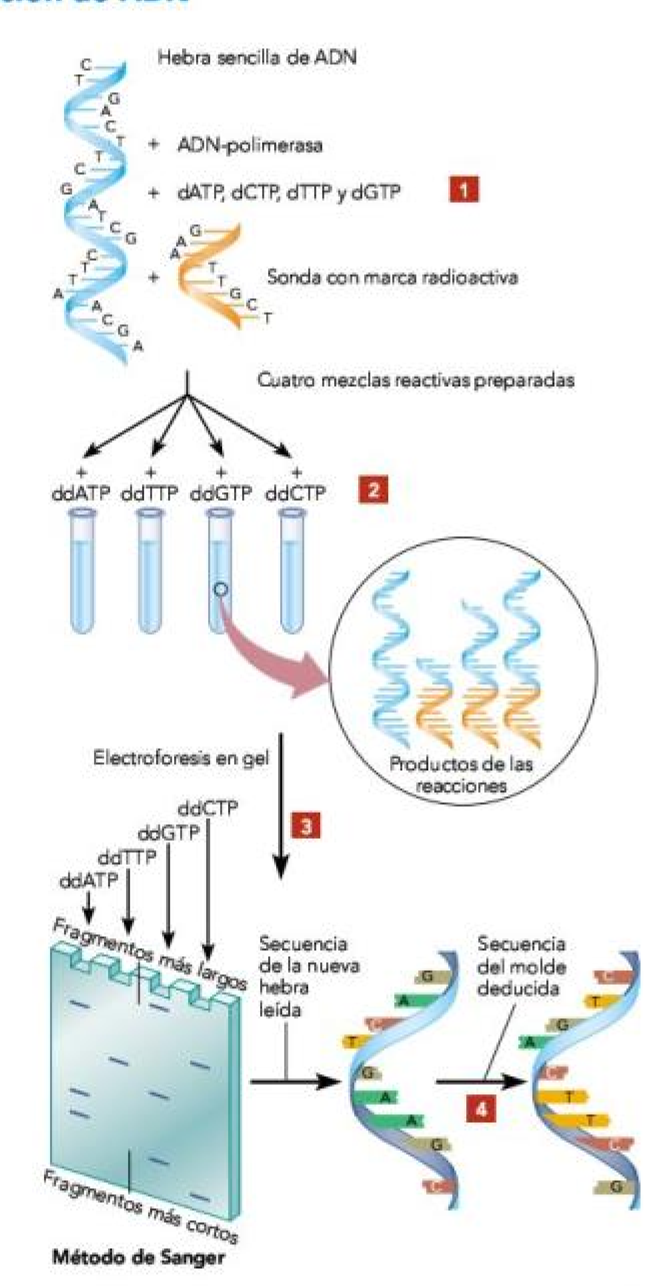
BIOTECNOLOGÍA

## Secuenciación de ADN

Nuestra capacidad para determinar rápidamente la secuencia de nucleótidos de los genes y genomas ha desempeñado un papel esencial en el avance de la Biotecnología Vegetal y la Ingeniería Genética. La secuenciación del ADN se realiza fundamentalmente de manera automatizada y depende de sofisticadas máquinas, sistemas informáticos y de un método desarrollado en la década de 1970 por el científico británico Frederick Sanger, método por el cual recibió el Premio Nobel en 1980.

Recordemos del Capítulo 13 que, cuando se replica el ADN, la ADN-polimerasa sintetiza dos nuevas hebras utilizando las hebras ya existentes como molde. En el método de Sanger, las nuevas hebras se forman a partir de los cuatro nucleótidos normales (dATP, dCTP, dGTP y dTTP) y de cuatro nucleótidos modificados (ddATP, ddCTP, ddGTP y ddTTP). La ADN-polimerasa elige al azar entre los nucleótidos normales y los modificados durante la síntesis de ADN. Sin embargo, en cuanto elige un nucleótido modificado, la síntesis de esa hebra en particular cesa, puesto que los nucleótidos modificados no pueden continuar una hebra de ADN. Cada nucleótido modificado se liga a una molécula fluorescente diferente, por lo que las hebras de ADN que terminan con nucleótidos diferentes aparecen con colores distintos.

La clave para el método de Sanger es utilizar los suficientes nucleótidos de entre los ocho disponibles para asegurar que la síntesis de algunas hebras se detiene, mientras que la de otras continúa. Como resultado, se producen hebras de ADN de varias longitudes. Las hebras entonces se separan y se ordenan por longitud mediante electroforesis en gel. El color de cada hebra indica el último nucleótido añadido. La secuencia de nucleótidos de la molécula de ADN entera puede deducirse a partir de la secuencia de nucleótidos de las nuevas hebras sintetizadas.




**1** Numerosas copias del segmento de ADN de hebra sencilla que va a secuenciarse se dividen de cuatro formas y se incuban con una sonda marcada, cuatro desoxinucleótidos trifosfato, ADN-polimerasa y un didesoxinucleótido trifosfato (A, T, C o G).
**2** La sonda inicia la síntesis del nuevo ADN, que se termina en distintas longitudes al incorporar el didesoxinucleótido trifosfato.
**3** Las hebras resultantes de distintas longitudes se separan mediante electroforesis con un gel de poliacrilamida. Las bandas se identifican con marcas radioactivas. Las hebras de ADN largas se desplazan a menor velocidad que las hebras cortas.
**4** La secuencia de nucleótidos del ADN monocatenario se determina ordenando las bandas con respecto a la longitud recorrida y al tipo de nucleótido terminal.

pleta de la proteína. La automatización y la informática simplifican la secuenciación tanto del ADN como de las proteínas.

La secuenciación de los genomas de *Arabidopsis* y del arroz (*Oryza sativa*) se completó en 2000 y 2002, respectivamente. El genoma de *Arabidopsis* contiene unos

BIOTECNOLOGÍA

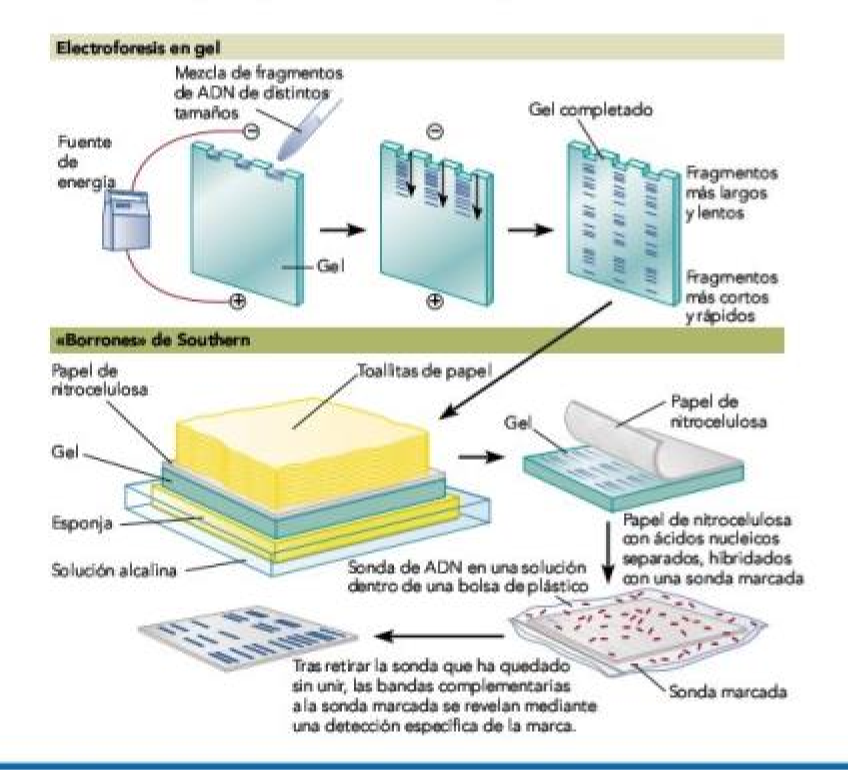
## Análisis de fragmentos de ADN para la resolución de delitos

En 1992, un hombre fue condenado por el asesinato de una joven en Phoenix, Arizona, a tenor de las pruebas de ADN obtenidas de un vegetal. El hallazgo de su «busca» en la escena del crimen condujo a la Policía hasta el hombre. Él sostenía que jamás había estado en la escena del crimen, y que la mujer había robado su busca y lo había dejado allí. Sin embargo, unas vainas de semillas encontradas en la furgoneta del sospechoso demostrarían que mentía. Las vainas eran frutos del árbol palo verde (*Cercidium sp.*), que crecía en la zona de la escena del crimen al igual que en gran parte del sur de Arizona. Al analizar las muestras de ADN de muchos árboles de palo verde, los científicos forenses establecieron que cada árbol es genéticamente único y que las vainas halladas en la furgoneta procedían de uno de los árboles cercanos a la escena del crimen.

Las enzimas de restricción son herramientas fundamentales en los análisis forenses de ADN. Una única enzima de restricción puede cortar el ADN de un organismo en miles de fragmentos de distintas longitudes y secuencias de nucleótidos. Si dos organismos tuvieran genomas idénticos, el tratamiento del ADN con la misma enzima produciría dos conjuntos idénticos de fragmentos. Sin embargo, incluso individuos íntimamente emparentados dentro de una misma especie presentan numerosas diferencias genéticas, debido a las mutaciones puntuales. Por ello, existirán diferencias en los conjuntos de fragmentos producidos. Estas diferencias se conocen como polimorfismos de longitud de fragmentos de restricción (RFLP de sus siglas en inglés, *restriction fragment length polymorphisms.*

Mediante un procedimiento denominado electroforesis en gel, los fragmentos de ADN se separan según su tamaño mientras se mueven a través de un gel polimérico en respuesta a una corriente eléctrica. Como las moléculas de fosfato del ADN poseen carga negativa, los fragmentos se mueven hacia el electrodo positivo. Conforme a su tamaño, se mueven a una o a otra velocidad: los fragmentos más grandes se mueven más despacio porque experimentan más resistencia.

Un gen puede asociarse con un fragmento determinado mediante una técnica conocida como «borrones de Southern», desarrollada por E. M. Southern en 1975. Se sintetiza una sonda radioactiva consistente en una secuencia de nucleótidos de genes corta. Se separan los fragmentos y la sonda en hebras sencillas por medio de una solución alcalina. Una sonda de hebra sencilla se unirá al fragmento que tenga una secuencia de nucleótidos complementaria, localizando así el gen de interés.



25.000 genes, y el del arroz, entre 32.000 y 55.000. Ambos genomas son mucho más pequeños que los del maíz o el trigo. *Arabidopsis* está emparentada con varias Dicotiledóneas de cultivo, incluidos la canola, la col, el nabo, el rábano y el brócoli, pero no con los tres alimentos vegetales más importantes del planeta: el arroz, el maíz y el trigo, tres especies monocotiledóneas. No obstante, todos estos vegetales son plantas con flores, por lo que si se conoce la función de un gen en cualquiera de ellas, probablemente pueda encontrarse un gen similar en las otras. Los cereales monocotiledóneos, como el arroz, el maíz y la cebada, presentan una **sintenia** considerable, lo que quiere decir que existen muchas regiones de cromosomas en las que los genes se disponen en el mismo orden. Puede que las Dicotiledóneas, incluida *Arabidopsis*, presenten también un buen grado de sintenia. Un estudio de secuenciación mostró que el 81% de los genes de *Arabidopsis* eran similares a los genes del arroz.

Los estudios genómicos facilitan información muy interesante sobre la conexión existente entre todos los organismos. Por ejemplo, los humanos y las plantas comparten un sorprendente número de genes, entre el 15% y el 40%. Es probable que los genes compartidos codifiquen para proteínas que son esenciales para todos los organismos, aunque algunos genes homeóticos compartidos (Capítulo 13) están implicados en acontecimientos de desarrollo bastante diferentes en animales y plantas.

Los científicos están muy interesados en las mutaciones puntuales (polimorfismos de un solo nucleótido) que hacen que vegetales individuales sean diferentes (*véase* el Capítulo 13). Por ejemplo, sabemos que las plantas del guisante de mucha o poca altura de Mendel difieren en un solo nucleótido en el gen *Le*, que codifica para una enzima que cataliza la síntesis de una hormona promotora del crecimiento. Actualmente, los científicos determinan los efectos de numerosas mutaciones puntuales y de otros cambios genéticos en varios organismos. El cuadro *Biotecnología* de la página anterior describe un método para distinguir entre los fragmentos de ADN que difieren en uno o más nucleótidos.

En ocasiones, los científicos pueden determinar la función de un gen utilizando programas informáticos como BLAST (*Basic Local Alignment Search Tool*), para buscar en bases de datos ya existentes secuencias de genes. Las búsquedas pueden localizar genes de estructura similar cuya función ha sido establecida en otros organismos. Por supuesto, no se trata de un método infalible, pues la función del gen podría haber cambiado como resultado de una mutación. Las búsquedas en bases de datos también pueden utilizarse para descubrir si una secuencia de ADN determinada forma parte de genes ya conocidos.

Los investigadores que estudian *Arabidopsis* cuentan con otro método para estudiar la función de los genes. Pueden obtener semillas de *Arabidopsis* en las que cada célula contiene un transposón insertado en una secuencia de nucleótidos concreta. Si dicha secuencia forma parte de un gen, el gen quedará silenciado o «noqueado», como ya explicamos en el Capítulo 13. La búsqueda de estructuras o funciones ausentes en los vegetales que se desarrollan a partir de estas semillas facilitará información sobre la función normal del gen.

La Genómica y la Proteómica se convertirán en áreas cada vez más importantes de la Biotecnología Vegetal, a medida que más y más genomas sean secuenciados parcialmente o en su totalidad. A día de hoy, las funciones de la mayoría de los genes vegetales se desconocen, por lo que, en un futuro inmediato, la Genómica tiene aún mucho por hacer. Cuanto más se sepa sobre el papel que desempeñan proteínas específicas en procesos fisiológicos o de desarrollo concretos, más rápidamente se podrán asociar con los genes que codifican para ellas.

Con el tiempo, la Proteómica y la Genómica se fusionarán para crear una «Proteogenómica» integrada, en la cual la información sobre los genes y las proteínas vegetales sea casi completa. Los sistemas informáticos, cada vez más potentes, serán necesarios para sintetizar la inmensa cantidad de información generada. Éstos permitirán trabajar con modelos tridimensionales holográficos de los organismos, tanto reales como hipotéticos, empleando únicamente los datos aportados por las secuencias de genes. Algún día, los científicos podrán predecir los efectos de un solo cambio de nucleótidos en la forma y la acción catalítica de una proteína, así como en la estructura y la función de un vegetal.

## Repaso de la sección

1. **¿Cómo han sido producidos los vegetales resistentes al glifosato y por qué son útiles?**
2. **Explica cómo la Ingeniería Genética ha logrado obtener arroz enriquecido con hierro.**
3. **¿Cuáles son algunas de las críticas vertidas contra el arroz dorado?**
4. **¿Qué son la Genómica y la Proteómica?**

# RESUMEN

## Metodología de la Biotecnología Vegetal

**Mediante Ingeniería Genética pueden transferirse genes entre especies (págs. 339-340)**
La Ingeniería Genética utiliza técnicas moleculares para mover genes de un organismo a otro, produciendo así organismos transgénicos. La introducción de nuevos rasgos en los vegetales es más rápida mediante Ingeniería Genética que mediante cruzamiento tradicional.

**Los plásmidos suelen emplearse como vectores para la transferencia de genes en las plantas (pág. 340)**
La Ingeniería Genética en las plantas suele llevarse a cabo mediante el uso de plásmidos, moléculas circulares de ADN localizadas en las bacterias. Algunos plásmidos, como el plásmido Ti, pueden transportar trozos de ADN de otro organismo a las células vegetales e incorporar dicho ADN a los cromosomas del vegetal.

**Las enzimas de restricción y la ADN-ligasa se utilizan para fabricar ADN recombinante (págs. 340-341)**
Las enzimas de restricción cortan el ADN en fragmentos en los lugares del ADN donde se encuentran secuencias de nucleótidos específicas. Los fragmentos creados por la mayoría de las enzimas de restricción poseen extremos cohesivos de hebra sencilla, que se unen a secuencias complementarias de otros fragmentos. Los fragmentos procedentes de distintas fuentes de ADN pueden unirse por sus lados cohesivos y ligarse de manera permanente gracias a la ADN-ligasa, formando así ADN recombinante.

**La clonación produce múltiples copias de ADN recombinante (págs. 341-342)**
Si los plásmidos que contienen ADN recombinante se reinsertan en bacterias, éstos serán copiados cuando las bacterias se reproduzcan. En unas pocas horas pueden producirse muchas copias del ADN recombinante, denominadas *clones*. Las sondas de ácidos nucleicos se utilizan para determinar qué clones contienen un gen de interés concreto.

**La reacción en cadena de la polimerasa clona ADN sin recurrir al uso de células (págs. 342-343)**
La reacción en cadena de la polimerasa es un procedimiento automatizado que crea muchas copias de un fragmento de ADN específico en un tubo de ensayo, de manera rápida, utilizando ADN-polimerasa y ciclos repetidos de calentamiento y enfriamiento.

**Existen diversos métodos para la inserción de genes clonados en células vegetales (págs. 343-344)**
Los ingenieros genéticos pueden utilizar los métodos del plásmido Ti, las pistolas de genes, la electroporación, la microinyección o los liposomas, para introducir genes clonados en células vegetales.

**En el cultivo de tejidos, se desarrollan plantas enteras a partir de células o tejidos aislados (págs. 345-346)**
Las células vegetales que contienen genes extraños pueden ser inducidas para convertirse en plantas completas si se las sitúa en un medio artificial que contenga nutrientes y hormonas. Las plantas resultantes poseerán el gen extraño en todas las células.

## Logros y oportunidades de la Biotecnología Vegetal

**La Ingeniería Genética ha creado plantas más resistentes a las plagas y a unas condiciones del suelo duras, así como más productivos (págs. 346-348)**
Las plantas han sido modificados para adquirir resistencia a insectos, hongos, virus, sequías, suelos salados, suelos ácidos, metales tóxicos y herbicidas. Otras plantas transgénicas producen más semillas o frutos.

**Las plantas transgénicas contribuyen a la salud y nutrición humanas (págs. 348-350)**
Las plantas transgénicas producen medicinas, los polipéptidos de la hemoglobina humana y vacunas comestibles. El arroz ha sido modificado genéticamente para contener más vitamina A y más hierro.

**Los cultivos generados por Ingeniería Genética requieren un profundo estudio de campo, y de mercado, antes de ser autorizados (págs. 350-351)**
Son necesarios varios años de estudios para determinar si las plantas de cultivo transgénicas son genéticamente estables y su producción es económicamente viable.

**Los cultivos generados por Ingeniería Genética han de ser seguros para el Medio Ambiente y para los consumidores (págs. 352-353)**
Muchas personas se sienten preocupadas por el hecho de que las plantas transgénicas puedan transferir genes extraños a otros organismos o tener efectos adversos en la salud de las personas que los consuman. Deben realizarse estudios rigurosos de las plantas transgénicas para dar respuesta a esas preocupaciones.

**El futuro depara numerosas oportunidades para la Biotecnología Vegetal (págs. 353-354)**
La futura labor de la Ingeniería Genética se centrará en áreas como la transferencia de genes para la fotosíntesis $C_4$ y la fijación de nitrógeno en los vegetales. El objetivo general será aumentar la productividad de los cultivos.

**La Genómica y la Proteómica prestarán la información necesaria para futuras iniciativas dentro de la Ingeniería Genética (págs. 354-357)**

La Genómica, la ciencia que trata de determinar la secuencia de nucleótidos de los genomas, y la Proteómica, la ciencia que persigue la secuenciación de todas las proteínas de un organismo, ayudan a los ingenieros genéticos a identificar genes que podrían ser transferidos para crear plantas transgénicas útiles.

## Cuestiones de repaso

1. ¿Qué es un organismo transgénico?
2. ¿Por qué se utilizan los plásmidos como vectores para transferir ADN a distintos organismos?
3. ¿Cuáles son los componentes básicos de los cromosomas artificiales?
4. ¿Qué es lo que determina el lugar donde una enzima de restricción cortará el ADN en fragmentos?
5. ¿Cuál es la función de la ADN-ligasa en la creación de ADN recombinante?
6. ¿Cuál es el fin de las sondas de ácidos nucleicos en el proceso de clonación?
7. Describe cómo crearías la genoteca de una planta de trigo.
8. ¿Qué es lo que hace una máquina PCR y cómo funciona?
9. ¿Cómo se crea un protoplasto vegetal y para qué sirve?
10. ¿De qué modo puede utilizarse el cultivo de tejidos para la clonación de plantas de cierto valor?
11. ¿Cómo pueden producir los ingenieros genéticos plantas resistentes a virus?
12. ¿Cómo se puede fabricar una vacuna comestible?
13. ¿Qué posibles problemas medioambientales pueden derivarse del uso de plantas de cultivo con el gen *Bt*?
14. ¿Qué fracción de nuestros genes compartimos con los vegetales? ¿Cuál es la función más probable de estos genes compartidos?

## Cuestiones para reflexionar y debatir

1. ¿Cuáles crees que son las principales ventajas de la Biotecnología? En tu opinión, ¿cuáles son los riesgos más graves?
2. ¿Qué peligros imprevistos pueden suponer los cultivos MG para el medio ambiente?
3. ¿Cómo podemos controlar los efectos de los alimentos MG en el medio ambiente y en la salud humana a la vez que disfrutamos de sus beneficios?
4. ¿Cómo podemos lograr que los cultivos y las medicinas mejorados estén al alcance de las personas no pudientes de los países en desarrollo, a la vez que sus beneficios sean suficientes para promover el desarrollo continuo de estos productos?
5. ¿Cuáles son algunas de las ventajas e inconvenientes de utilizar plantas para producir vacunas?
6. Defiende o desaprueba el siguiente argumento: no deberíamos intentar producir plantas tolerantes a la sal y a los metales tóxicos porque, con ello, lo único que conseguimos es continuar con la contaminación del suelo. En lugar de esto, deberíamos centrarnos en cambiar las prácticas que son las primeras responsables de la contaminación de los suelos.
7. Imagina que te han solicitado inventar una máquina que pueda analizar el ADN de un vegetal, y que haga predicciones exactas sobre la apariencia y la fisiología del vegetal. ¿Cómo funcionaría dicha máquina? ¿Cómo predeciría el efecto fenotípico de una mutación puntual determinada?
8. Dibuja un diagrama de flujo que muestre los pasos necesarios para identificar y, en consecuencia, clonar los genes para la fijación de nitrógeno en una bacteria del suelo.

## Conexión evolutiva

¿De qué modo puede haber cambiado el curso de la evolución de los vegetales como consecuencia del establecimiento de asociaciones patógenas o mutualistas con virus como el del mosaico del tabaco, o con bacterias como *Agrobacterium tumefaciens*?

## Para saber más

Lurquin, Paul F. *The Green Phoenix*. New York: Columbia University Press, 2001. El autor examina la historia, logros y problemas de la Biotecnología Vegetal.

Male, Carolyn J. et al. *100 Heirloom Tomatoes for the American Garden (Smith and Hawken)*. New York: Workman Publishing Company, 1999. Los tomates *Heirloom*[1] pertenecen a las variedades ancestrales y sabrosas que no suelen transportarse bien, pero que son una delicia.

Nicholl, S. T. Desmond. *An Introduction to Genetic Engineering (Studies in Biology)*. New York: Avon, 2002. Este libro reúne los conceptos básicos de la Ingeniería Genética, la Biología Molecular y la Genética, a la vez que presenta las aplicaciones de la terapia génica y los organismos transgénicos.

Andersen, Per-Pinstrup y Ebbe Schioler. *Seeds of Contention: World Hunger and the Global Controversy over GM (Genetically Modified) Crops*. Washington, DC: International Food Policy Research Institute, 2001.

Silver, M. Lee. *Vuelta al Edén: más allá de la clonación en un mundo feliz*. Madrid: Editorial Taurus, 1998. Este autor, ga-

[1] *Heirloom* se traduce literalmente por «reliquia de familia». Cuando hablamos de variedades vegetales, nos referimos a aquellas variedades obtenidas mediante selección de las semillas de los frutos más atractivos y sabrosos, o de los vegetales más productivos que se han transmitido desde los ancestros por generaciones familiares, conservando el material genético seleccionado durante generaciones, y el valor cultural asociado a dicho vegetal en la región. Es decir, se trata de variedades especialmente escogidas y mantenidas como herencia, por lo que sus semillas se conocen como «semillas heredadas».

nador de un premio Pulitzer, expone los pros y los contras de la Ingeniería Genética con un énfasis especial en la clonación.

Wiebe, Keith, Ballenger, Nicole y Per-Pinstrup Andersen. *Who Will Be fed in the 21st Century?* Washington, DC: International Food Policy Research Institute, 2002. El Dr. Andersen es el director general del Instituto Internacional de Investigación sobre Políticas Alimentarias en Washington y fue ganador del Premio Mundial de la Alimentación en 2001.

Los descubrimientos más importantes y apasionantes de la Biotecnología Vegetal se recogen en varias publicaciones científicas conocidas, como *My interesante*, disponibles en kioscos y librerías.

UNIDAD CUATRO

# Evolución y diversidad



15

# Evolución



Un colibrí libando una flor, al tiempo que la poliniza.

## Historia de la evolución en la Tierra

Los fósiles y la datación molecular informan sobre la evolución

La Biogeografía, Anatomía, Embriología y Fisiología nos proporcionan un testimonio adicional de la evolución

La quimiosíntesis pudo haber sido el primer acontecimiento en el origen de la vida sobre la Tierra

Los procariotas fueron la forma de vida predominante durante más de mil millones de años

La tectónica de placas y los ciclos celestes han definido la evolución en la Tierra

La extinción es un factor más de la vida en la Tierra

## Mecanismos evolutivos

La evolución es un cambio en la frecuencia de los alelos de una población a través del tiempo

La mayor parte de los organismos posee el potencial de producir un exceso de descendientes

Los individuos de una misma población presentan numerosas diferencias fenotípicas

Algunos rasgos confieren una ventaja adaptativa

La selección natural favorece a los individuos con los fenotipos mejor adaptados

La evolución puede producirse de forma rápida

En la coevolución, dos especies evolucionan en respuesta mutua

## El origen de las especies

Una especie biológica es una población de organismos que posee la capacidad potencial de engendrar entre ellos nuevos miembros

Tanto la selección natural como el aislamiento geográfico conducen a la especiación

El aislamiento reproductivo puede ser prezigótico o postzigótico

El aislamiento reproductivo en poblaciones simpátricas puede producirse por poliploidía

Los tipos de organismos que habitan la Tierra han cambiado radicalmente desde el origen de la vida, hace más de 3.500 millones de años. Por ejemplo, si pudiéramos viajar 145 millones de años atrás en el tiempo, hasta el periodo Jurásico, nos encontraríamos con un repertorio de plantas y animales muy diferente al que hoy en día podemos observar. Las Gimnospermas (Coníferas y otras plantas sin flores y con semillas) y los dinosaurios eran los grupos de vegetales y animales dominantes en el mundo terrestre. Las plantas con flores, los mamíferos y las aves no existían en esa época, o eran muy poco frecuentes.

Como ya vimos en el Capítulo 1, el cambio en los seres vivos a través del tiempo se denomina *evolución*. La evolución es una característica constante del Universo que también se aplica a los objetos inanimados. Cuando hablamos de la evolución de algo, solemos intentar explicar lo que causa dicha evolución. Por ejemplo, podríamos decir que la música popular evoluciona porque los músicos crean de continuo nuevas composiciones, y porque al público le complace o no lo que escucha. De manera similar, los automóviles evolucionan porque los diseñadores crean modelos nuevos, que atraen en distinto grado a diferentes compradores. El mercado favorece algunos estilos y diseños frente a otros. Por tanto, la competencia por el tiempo y dinero limitados de los consumidores es una componente habitual de los cambios evolutivos en el mercado.

La idea de que los organismos evolucionan a lo largo del tiempo le sobrevino a más de un científico de mediados del siglo XIX. De hecho, dos naturalistas británicos, Charles Darwin (1809-1882) y Alfred Wallace (1823-1913), desarrollaron de forma independiente ideas afines sobre el tema prácticamente a la vez. Los dos sugirieron que los organismos evolucionan porque algunos individuos tienen más éxito que otros en la reproducción. Como resultado, los rasgos particulares de los individuos que producen mayor descendencia se convierten en los rasgos más comunes en las generaciones futuras. La teoría de la evolución desarrollada por Darwin y Wallace, conocida como *evolución por selección natural*, se convirtió rápidamente en una idea central organizadora, o en un paradigma, de la Biología. El cuadro *Las plantas y las personas*, de la página 368, recoge el contexto histórico en el que se desarrolló esta idea.

En este capítulo, estudiaremos la evolución centrándonos en las plantas y otros organismos fotosintéticos. Comenzaremos viendo la historia de los cambios evolutivos más importantes en la Tierra. A continuación, analizaremos los mecanismos evolutivos, incluida la selección natural. Por último, investigaremos el concepto de «especie» y cómo la evolución puede dar lugar a nuevas especies.



Recreación artística de un paisaje del Jurásico.

# Historia de la evolución en la Tierra

No es fácil apreciar el proceso de evolución, pues los cambios en los fenotipos de las poblaciones suelen tardar cientos, miles o incluso millones de años en ser patentes. Aunque es posible observar la evolución en la naturaleza y en el laboratorio, hacerlo requiere una preparación científica y un entendimiento general del proceso. No obstante, la comparación de organismos vivos entre sí, así como con formas fosilizadas, revela muchas similitudes, que pueden interpretarse como indicadores de un origen evolutivo común. Varios experimentos demuestran con claridad que en el pasado ha habido evolución, como la sigue habiendo hoy en día.

## Los fósiles y la datación molecular informan sobre la evolución

Los fósiles nos facilitan información sobre la vida en el pasado. Al comparar organismos fosilizados de distintos períodos de la historia de la Tierra con organismos actuales, podemos deducir cómo han cambiado diversas formas de vida con el paso del tiempo. Los fósiles pueden formarse de varias maneras. La *impresión* se origina cuando un organismo o algunas de sus partes, como las hojas, se cubren de barro o sedimentos (Figura 15.1a). Estos fósiles suelen encontrarse en el fondo de lagos u océanos, o bajo cenizas volcánicas, y siempre contienen materia orgánica residual (compuestos de carbono). La *permineralización* tiene lugar cuando los minerales reemplazan gradualmente el contenido de las células muertas, dejando intacta la forma básica de la estructura. Las permineralizaciones son, ciertamente, rocas, aunque muchas también contienen algo de materia orgánica. La madera petrificada es un buen ejemplo de este tipo de fósiles (Figura 15.1b).

Para que los fósiles aporten información útil, su edad ha de determinarse con exactitud, lo cual se logra, por lo general, mediante *datación radiométrica*, un proceso que mide la cantidad de un isótopo radioactivo de un elemento presente en un fósil o en la roca que lo rodea. Uno de estos isótopos es el carbono-14. Un organismo, mientras está vivo, incorpora carbono-14 a su cuerpo, junto con el isótopo más común del carbono, el carbono-12. Cuando el organismo muere, la proporción de carbono-14 respecto a carbono-12 en los restos disminuye lentamente, a medida que el carbono-14 se desintegra y se convierte en otro elemento (nitrógeno-14). El tiempo que necesita la mitad de una muestra de isótopo radioactivo para desintegrarse, denominada **vida media** del isótopo, es constante para cada isótopo. El carbono-14 tiene una vida media de 5.730 años. En consecuencia, los paleontólogos pueden determinar la edad de fósiles de hasta 50.000 años de edad, midiendo en los fósiles la proporción de carbono-14 respecto a carbono-12.

Los isótopos radioactivos que se desintegran más despacio que el carbono-14 se emplean para datar fósiles mucho más antiguos. Por ejemplo, el potasio-40, que tiene una vida media de 1.300 millones de años, se desintegra y se convierte en argón-40 (un gas) o calcio-40. Por consiguiente, la datación potasio-argón se puede utilizar para calcular la edad de las rocas que son tan antiguas como la propia Tierra. Este método es especialmente útil en la da-



(a)



(b)

**Figura 15.1. Fósiles.** **(a)** Una impresión de una hoja de *Dicroidium*. **(b)** Madera petrificada en el *Forest National Park*, en Arizona, EE. UU.

LAS PLANTAS Y LAS PERSONAS

## La germinación de una idea: la evolución por medio de la selección natural

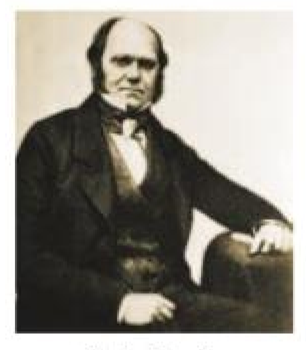
Tanto a Charles Darwin como a Alfred Wallace les sobrevino la idea de que la evolución se produce mediante selección natural. En 1858, Wallace envió un documento a Darwin en el que le explicaba con detalle su idea. Darwin había aplazado la entrega de su propio manuscrito sobre el tema durante bastante tiempo. El 1 de julio de 1858, el geólogo Charles Lyell presentó los trabajos de ambos en una reunión de la *Linnaean Society of London* (Sociedad Lineana de Londres). En 1859, Darwin publicó *El origen de las especies*, en el que profundizaba en sus observaciones sobre la evolución y en su explicación sobre las causas de ésta.

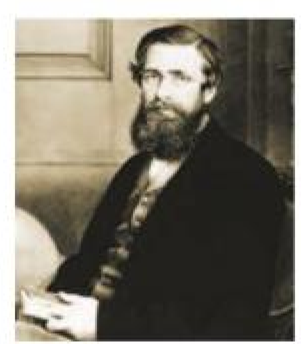
El trabajo de Darwin y Wallace se basaba fundamentalmente en las observaciones de naturalistas que habían realizado expediciones a tierras lejanas. Entre los siglos XV y XIX, durante los viajes de descubrimiento europeos, los barcos solían transportar naturalistas cuya tarea era la de recolectar y catalogar nuevos animales y plantas. El mismo Darwin trabajó como naturalista a bordo del *HMS Beagle*, durante el viaje del bergantín entre 1832 y 1836 alrededor del mundo. A partir de 1850, Wallace pasó bastante tiempo en Sudamérica y en el Sudeste Asiático. Recolectó más de 125.000 especímenes, incluidas más de 1.000 nuevas especies.

Los naturalistas europeos que viajaban se traían de vuelta los especímenes que habían recolectado. La exposición y venta de las nuevas especies de plantas y animales procedentes de América, Asia y África solían servir como medio de financiación para los viajes. Wallace, quien, a diferencia de Darwin, no pertenecía a una familia acaudalada, vendió sus colecciones para pagar sus deudas.

En Estados Unidos, el presidente Thomas Jefferson ordenó a Meriwether Lewis y a William Clark que elaboraran colecciones similares entre 1804 y 1806, al tiempo que buscaban una ruta fluvial a través de Norteamérica. Las semillas enviadas de vuelta por Lewis y Clark fueron plantadas en los campos de Monticello, el hogar de Jefferson en Virginia. Incluso un perrito de la pradera concluyó sano y salvo el viaje de vuelta. Lewis y otros miembros de la expedición escribieron sobre muchas de las novedades biológicas que habían encontrado, acompañando a menudo sus notas con ilustraciones hechas a mano.

Los escritos de otros científicos también ayudaron a formar el pensamiento de Darwin y Wallace a medida que éstos formulaban sus ideas. La literatura científica del siglo XIX comprendía un abanico de interpretaciones evolutivas de la Geología y la Biología. Darwin en particular recibió la poderosa influencia de los geólogos de su tiempo, que consideraban la existencia de los fósiles y las múltiples capas de roca sedimentaria como una prueba de que la Tierra tenía muchos años, muchos más que los 4.000 ó 6.000 años propuestos por muchos teólogos prominentes de la época. A medida que el conocimiento de los registros fósiles aumentaba, los científicos llegaron a la conclusión de que los organismos habían evolucionado en el pasado. Sólo hizo falta un pequeño impulso intuitivo para sugerir que la evolución seguía produciéndose. Si Darwin o Wallace no hubieran propuesto que la evolución tenía lugar mediante selección natural, sin lugar a dudas lo hubiera hecho otra persona. La época estaba ya madura para la idea.


Charles Darwin.


Alfred Wallace.

Darwin no fue el primer biólogo que tuvo en cuenta las teorías geológicas reinantes mientras especulaba sobre la evolución de los organismos. Jean Baptiste Lamarck (1744-1829), un francés empleado de un museo, se percató de que los rasgos de las especies parecían cambiar de forma gradual con el paso del tiempo. Incorporó sus observaciones a una teoría de la evolución, publicada en 1809, que arrancaba con la generación espontánea de organismos microscópicos simples y concluía con plantas y animales complejos.

A Lamarck no se le ocurrió nada parecido a la selección natural como medio impulsor de la evolución. Más bien, pensó que los organismos tenían un motor innato que les impulsaba a convertirse en seres cada vez más complejos y perfectos. Creía que los organismos cambiaban de generación en generación por la herencia de rasgos *adquiridos*, así como por el uso y desuso de dichos rasgos. En consecuencia, Lamarck propuso que las plantas individuales que alcanzaban una cierta altura gracias a la exposición a la luz solar transmitirían ese rasgo de aumento de altura a su descendencia. Hoy en día, evidentemente, sabemos que las plantas de cierta altura sólo transmiten este rasgo si poseen los alelos para él, y que dichos alelos están presentes con independencia de que la planta crezca mucho al sol o poco a la sombra.

A pesar de la inexactitud de su mecanismo de evolución, Lamarck acertó al proponer que la evolución explica tanto los cambios fenotípicos de los registros

fósiles como los de las especies existentes hoy en día. Lamarck advirtió que la Tierra era bastante antigua, que no todas las especies fueron creadas a la vez y que las especies han de estar bien adaptadas a su medio para sobrevivir.

La idea de que la selección natural puede dar origen a la formación de nuevas especies no es exclusiva de Darwin y Wallace. Por ejemplo, en 1825, Leopold von Buch escribió lo siguiente:

«Los individuos de un género atraviesan continentes, migran a tierras lejanas, crean variedades (como consecuencia de las diferencias entre los lugares, los alimentos, y el suelo), que debido a su segregación[1] no pueden cruzarse con otras variedades y retornar así a su forma básica original. Finalmente, estas variedades se fijan de manera constante y se convierten en especies distintas. Más adelante, puede que vuelvan a entrar en la esfera de otras variedades que han cambiado de manera parecida, y ambas no se cruzarán más, por lo que se comportarán como "dos especies muy diferentes"».

[1] Aislamiento geográfico.

tación de rocas volcánicas ya que, cuando las rocas se fundieron, liberaron todo su argón-40 a la atmósfera. Por tanto, cualquier rastro de argón-40 hallado en una roca volcánica debe haberse formado a partir del momento en el que la roca se solidificó.

Los paleontólogos también recurren a los *fósiles índice*, que son fósiles de organismos que vivieron en múltiples lugares durante el mismo período de tiempo, relativamente breve (en términos geológicos). La vasta distribución de los fósiles índice permite a los paleontólogos cotejar capas de roca halladas en distintos lugares. Las capas de roca que contienen los mismos fósiles índice deben haberse formado durante el mismo periodo geológico.

Los métodos de datación molecular comparan la estructura primaria del ADN, ARN y de las proteínas de distintos organismos. El nivel de similitud puede utilizarse para estimar el grado de relación existente entre organismos. Si los organismos están estrechamente relacionados en términos evolutivos, es decir, si hace relativamente poco que evolucionaron a partir de un ancestro común, las secuencias de nucleótidos en su ADN o ARN, así como las secuencias de aminoácidos de sus proteínas, serán muy similares. Si los organismos están lejanamente emparentados, las secuencias serán menos parecidas. En el Capítulo 16 estudiaremos más a fondo la datación molecular.

## La Biogeografía, Anatomía, Embriología y Fisiología nos proporcionan un testimonio adicional de la evolución

Los fósiles y la datación molecular no son los únicos métodos para la obtención de pruebas que utilizan los científicos que estudian la evolución. Las pruebas complementarias proceden de otras áreas de la ciencia que demuestran las similitudes y, por tanto, la posible relación entre varios grupos de organismos.

La **Biogeografía** es el estudio de los lugares en los que habitan determinadas especies de organismos, así como del momento en el que colonizaron una determinada región. Por ejemplo, las islas volcánicas de reciente formación funcionan a modo de laboratorios vivientes en los que los científicos pueden estudiar cómo las plantas procedentes de otros lugares han cambiado, con el paso del tiempo, en respuesta a los distintos ambientes que presenta la nueva tierra creada. Las rocas volcánicas de las islas que se formaron en momentos diferentes pueden datarse fácilmente utilizando el método potasio-argón. Por lo tanto, la evolución de las plantas en islas más recientes puede compararse con la evolución de los de islas más antiguas, para determinar cómo han cambiado las poblaciones con el paso del tiempo y cómo se han adaptado a las condiciones climáticas particulares de las diferentes islas.

Los estudios comparativos de la anatomía y el desarrollo aportan más pruebas sobre la relación existente entre varios grupos de organismos. Por ejemplo, todas las plantas vasculares tienen los mismos tipos de células conductoras en el xilema y el floema. También presentan un ciclo vital similar. La Embriología en particular proporciona ejemplos únicos que demuestran la relación entre las plantas, tanto entre los grupos principales como dentro de un mismo grupo. Por ejemplo, en las plantas con flores, la estructura anatómica del gametofito femenino sigue uno de entre varios patrones con respecto al número de núcleos y células formados, así como con respecto al papel de las células en la formación y desarrollo del embrión. Las plantas con flores se pueden organizar en grupos de especies relacionados evolutivamente conforme a estas características embriológicas.

Fisiológicamente, todos las plantas utilizan los mismos mecanismos y moléculas bioquímicos básicos para llevar a cabo la fotosíntesis, la respiración, la síntesis del ADN, la transcripción, la traducción y muchas otras funciones

celulares. No en vano, las similitudes en la Bioquímica y en la Fisiología proveen numerosos ejemplos y sólidas pruebas sobre la relación existente entre todos los organismos.

## La quimiosíntesis pudo haber sido el primer acontecimiento en el origen de la vida sobre la Tierra

La vida apareció en la Tierra en algún momento entre 4.000 y 3.500 millones de años atrás, fechas respectivas en las que la corteza se solidificó y se formaron los fósiles más antiguos conocidos. ¿Qué serie de acontecimientos tuvo lugar, durante ese período de 500 millones de años, que dio origen a la vida? El primer acontecimiento pudo haber sido la formación espontánea de moléculas orgánicas cada vez más complejas a partir de precursores inorgánicos, un proceso denominado *quimiosíntesis*.

En la década de 1920, el ruso Alexander I. Oparin y el británico John B. S. Haldane enunciaron, de forma independiente, la hipótesis de que la atmósfera de la Tierra primitiva contenía gases que podían reaccionar de manera espontánea para formar compuestos orgánicos. Arguyeron que dichas reacciones espontáneas no podrían tener lugar en la Tierra actual, porque la atmósfera contiene ahora elevados niveles de oxígeno, lo que dificulta los enlaces químicos. En contrapartida, la atmósfera de la Tierra primitiva tenía muy poco oxígeno. En 1953, Stanley Miller y Harold Urey probaron esta hipótesis con un experimento clásico. Lograron producir una «sopa orgánica» que contenía aminoácidos y otros compuestos orgánicos simples añadiendo energía, en forma de chispas de electricidad, a una mezcla de vapor de agua, metano, hidrógeno y amoníaco (Figura 15.2). Aunque en la época se pensó que dicha mezcla de gases se parecía a la composición de la atmósfera primitiva de la Tierra, hoy en día sabemos que probablemente la atmósfera primitiva también contenía monóxido de carbono, dióxido de carbono y gas nitrógeno. Con todo, muchos otros investigadores han repetido el experimento Miller-Urey utilizando distintas mezclas de gases y varias formas de energía, y el resultado ha sido básicamente el mismo. Estos experimentos han producido sopas orgánicas que contienen los 20 aminoácidos, azúcares, lípidos, las bases del ADN y del ARN, nucleótidos y ATP.

Los aminoácidos, azúcares y nucleótidos hallados en las sopas orgánicas simples son capaces de polimerizarse espontáneamente para formar péptidos, polisacáridos y ácidos nucleicos. Estas reacciones de polimerización pueden acelerarse por los minerales presentes en las partículas de arena, arcilla y roca. Los polímeros que se forman con mayor facilidad son los que utilizarán más precursores y serán los más numerosos en la sopa orgánica.

2 Las chispas incorporan energía a una mezcla de vapor de agua, metano ($CH_4$), hidrógeno ($H_2$) y amoníaco ($NH_3$).

1 Calentar un recipiente de agua produce vapor de agua, lo que simula la evaporación de los océanos primitivos de la Tierra.

Electrodo

$NH_3$ $CH_4$ $H_2$

Condensador

Vapor de agua

Agua fría

3 El agua fría que circula a través del condensador enfría y condensa el vapor de agua.

Agua

4 El agua condensada contiene aminoácidos y otros compuestos orgánicos que fueron sintetizados a partir de los materiales primitivos.

**Figura 15.2.** **Experimento de quimiosíntesis de Miller y Urey.**

En ciertas condiciones, los polímeros y otras sustancias halladas en las sopas orgánicas pueden agregarse espontáneamente para formar estructuras, parecidas a las células, denominadas **protobiontes**, con varios grados de organización. Algunos protobiontes poseen membranas simples y pueden llevar a cabo reacciones químicas de varios pasos. Por ejemplo, los protobiontes que se juntan a partir de una mezcla de lípidos, y contienen las enzimas fosforilasa o amilasa, pueden utilizar las enzimas para romper el almidón en glucosa-fosfato o glucosa. También se pueden producir protobiontes con secuencias cortas de ARN o ADN. En algunos casos, estos ácidos nucleicos llegan a realizar copias complementarias de sí mismos. Otros protobiontes absorben agua y después se dividen de manera espontánea.

Si el origen de la vida en la Tierra entraña la evolución de los protobiontes para convertirse en las primeras células, ¿en qué momento estas colecciones de moléculas parecidas a las células se convirtieron en materia viva? De acuerdo con la hipótesis quimiosintética, la vida es el producto de una continuidad y de una creciente complejidad. Si un protobionte o célula puede dividirse, replicar sus ácidos nucleicos y obtener las sustancias necesarias para continuar con su existencia, entonces está vivo.

## Los procariotas fueron la forma de vida predominante durante más de mil millones de años

Las primeras células vivas pueden haber dejado o no restos fósiles. Incluso habiendo dejado restos, sus fósiles nos revelarían más bien poco acerca de la importante bioquímica de estas células. Algunos científicos han sugerido que las primeras células eran autótrofas. Otros defienden la hipótesis de que la vida se originó con células heterótrofas que descompusieron moléculas orgánicas de su entorno para liberar energía, mediante un modo primitivo de fermentación. Estas células podrían haber utilizado ARN como material genético y como enzima, y cabe suponer que tendrían relativamente pocos genes. Seguramente habría muchos tipos diferentes de células primitivas, de las cuales una gran mayoría no sobreviviría durante mucho tiempo geológico.

Los primeros organismos en dejar fósiles fueron los procariotas primitivos. Como mencionamos anteriormente, estos fósiles se formaron hace 3.500 millones de años. Muchos aparecen como **estromatolitos**, que son torres fosilizadas consistentes en numerosas capas de materia orgánica y sedimentos (Figura 15.3). Estas capas fueron creadas por alfombras de procariotas, que atrapaban el sedimento y habitaban en las capas superiores.

La fotosíntesis comenzó en los procariotas, probablemente como un proceso que utilizaba sulfuro de hidrógeno ($H_2S$) como fuente de electrones. Más tarde, a medida que el $H_2S$ empezó a escasear, la mayoría de las especies fotosintéticas comenzaron a utilizar el agua como fuente de electrones, generando oxígeno como un subproducto. Con todo, se necesita más energía para extraer los electrones del agua que del sulfuro de hidrógeno. Las evidencias geológicas demuestran que el oxígeno comenzó a acumularse en la atmósfera hace al menos 2.700 millones de años, por lo que la transición fotosintética de $H_2S$ a agua debió de surgir en ese momento.

Otro gran acontecimiento en la evolución de los organismos fotosintéticos fue la aparición de eucariotas fotosintéticos. Los fósiles más antiguos considerados eucarióticos se parecen a los de las algas unicelulares simples y tienen entre 2.100 y 2.200 millones de años. Al final de la primera Era de la Tierra, el Precámbrico, existían muchas formas de algas, así como una amplia variedad de animales invertebrados marinos (Tabla 15.1). En la segunda Era, el Paleozoico (hace entre 543 y 245 millones de años, ma), el acontecimiento cardinal fue la colonización del mundo terrestre por parte de los animales y los vegetales. Las primeras plantas vasculares aparecieron durante el Paleozoico; aunque las formas sin semillas dominaban el paisaje, algunas especies productoras de semillas también estaban presentes. Durante la Era del Mesozoico (hace entre 245 y 65 ma), las Gimnospermas (que producen semillas) y los reptiles se convirtieron en los grupos de vegetales y animales dominantes en tierra. La Era más reciente, el Cenozoico (desde hace 65 ma hasta nuestros días), ha estado dominada por las plantas con flores y los mamíferos.



**Figura 15.3. Estromatolitos.**
Los estromatolitos son fósiles de estructura abovedada producidos a lo largo de muchos años por capas y capas de procariotas. La capa superior puede contener células vivas.

## La tectónica de placas y los ciclos celestes han definido la evolución en la Tierra

Sería imposible que la evolución de la vida en la Tierra tuviera sentido sin considerar dos efectos ambientales trascendentes. El primero es la **tectónica de placas**, una teoría unificadora de la Geología moderna que surgió del trabajo del geólogo Alfred Wegener en 1912. La tectónica de placas se basa en el descubrimiento de que la capa más externa de la Tierra está formada por placas de suelo mari-

**Tabla 15.1 Escala del tiempo geológico**

| Era | Período | Época | Edad (ma) | Acontecimientos importantes |
|---|---|---|---|---|
| Cenozoico | Cuaternario | Reciente | 0,01 | Aparece el ser humano moderno |
| | | Pleistoceno | 1,8 | Aparece el ser humano |
| | Terciario | Plioceno | 5 | Aparece el antepasado del hombre parecido al simio |
| | | Mioceno | 23 | Aparecen los mamíferos de pasto y los simios |
| | | Oligoceno | 35 | Aparecen los mamíferos de ramoneo y los primates |
| | | Eoceno | 57 | Aparecen las praderas |
| | | Paleoceno | 65 | Los mamíferos, aves e insectos polinizadores se diversifican. Las Angiospermas se convierten en los vegetales terrestres dominantes |
| Mesozoico | Cretácico | | 144 | Aparecen las Angiospermas. Muchos grupos de organismos (incluidos los dinosaurios) se extinguen |
| | Jurásico | | 206 | Los dinosaurios se diversifican. Aparecen las aves |
| | Triásico | | 245 | Las Gimnospermas se convierten en los vegetales terrestres dominantes. Aparecen los dinosaurios y los mamíferos |
| Paleozoico | Pérmico | | 290 | Se extinguen muchos animales marinos y terrestres. Los reptiles se diversifican |
| | Carbonífero | | 363 | Los bosques de plantas vasculares sin semillas se expanden. Aparecen las plantas con semillas y los reptiles |
| | Devónico | | 409 | Los peces óseos se diversifican. Aparecen los anfibios y los insectos |
| | Silúrico | | 439 | Las plantas vasculares primitivas se diversifican. Aparecen los peces mandibulados |
| | Ordovícico | | 510 | Las plantas y los animales colonizan la tierra |
| | Cámbrico | | 543 | Aparecen la mayoría de filos animales más modernos |
| Precámbrico | | | 4.600 | Aparecen los procariotas, seguidos de las células eucarióticas. También aparecen los animales invertebrados y las algas |

no, compuestas de rocas pesadas, y placas continentales, compuestas de rocas más ligeras. El suelo nuevo del océano se crea mediante el flujo ascendente de rocas derretidas procedentes del manto, el cual se encuentra bajo la corteza terrestre. Este flujo separa las placas del suelo marino, haciendo que colisionen con las placas continentales. En los puntos de colisión, denominados zonas de subducción, las placas del suelo marino se hunden bajo las placas continentales, haciendo que las placas continentales se eleven y produciendo volcanes, terremotos y, con el tiempo, montañas.

El movimiento de placas es responsable de la **deriva continental**, el movimiento de masas de tierra sobre la superficie de la Tierra. Aunque la deriva continental es lenta, pues supone generalmente unos pocos centímetros al año, tras millones de años ha cambiado significativamente la localización y los límites de los continentes (Figura 15.4). La deriva continental es la causante de unos acontecimientos de otro modo inexplicables, como la distribución de las plantas y los animales. Por ejemplo, se han encontrado fósiles de una de las primeras plantas con semillas tropicales ya extinta, *Glossopteris*, en la India, Sudamérica, África Meridional, Australia y la Antártida, que eran parte de la misma masa de tierra a principios del Mesozoico. Además, la Antártida cuenta con fósiles de vegetales tropicales porque en un tiempo estaba situada mucho más cerca del Ecuador. Australia presenta un abanico de especies únicas de vegetales y animales, pues durante los últimos 50 millones de años ha estado separada de los otros continentes.

Durante sus viajes por Indonesia, Alfred Wallace advirtió que las islas de Bali y Lombok, que sólo están separadas por 30 kilómetros, presentaban tipos muy diferentes de plantas y animales: en Bali había bosques tropicales habitados por tigres, elefantes y monos, mientras que Lombok mostraba plantas con espinas, características de zonas áridas y su fauna incluía animales como los canguros, uombats o wombats y koalas. La abrupta división biológica en-

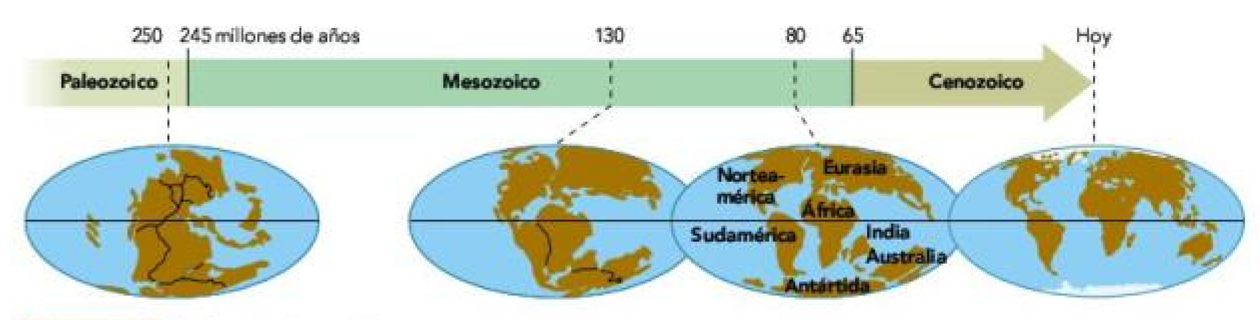


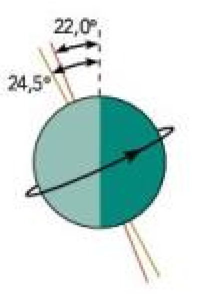

**Figura 15.4. Deriva continental.**

Debido al movimiento de placas, las posiciones relativas de los continentes han cambiado gradualmente con el paso del tiempo. Hace unos 250 ma, todos los continentes estaban unidos en una única masa de tierra de nombre Pangea. Hace unos 180 ma, ésta comenzó a dividirse en dos súper-continentes llamados Laurasia (Norteamérica, Europa y Asia) y Gondwana (África, Sudamérica, la India, Australia y la Antártida), separados por el mar de Tetis. La disposición actual de los continentes se fue estableciendo progresivamente tras el Mesozoico.

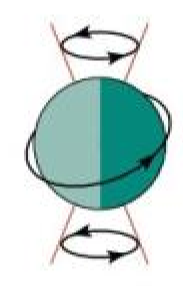
tre estas dos islas, ahora conocida como *Línea Wallace*, representa una región en la que placas continentales, antaño separadas, han estado colisionando durante los últimos 15 millones de años. La Línea Wallace es mucho más evidente en cuanto a los tipos de animales que a los tipos de plantas, pues las semillas y los frutos pueden cruzar el tramo de océano entre las dos islas con mayor facilidad que los animales.

La segunda influencia medioambiental más importante en la evolución está asociada a los cambios cíclicos de la orientación de la Tierra y la distancia del Sol. Por ejemplo, el ángulo de inclinación del eje terrestre varía entre 22 y 24,5 grados cada 41.000 años (Figura 15.5a). A día de hoy, el ángulo es de 23,5 grados y está en disminución. La dirección de la inclinación también varía, y tal variación presenta un ciclo de unos 26.000 años (Figura 15.5b). Otra variación cíclica tiene lugar en la forma de la órbita de la Tierra alrededor del Sol: en un ciclo que dura unos 93.000 años, la órbita cambia de una forma prácticamente circular a una elipse, para después retomar la forma inicial (Figura 15.5c). Actualmente, la Tierra tiene una órbita casi circular, y su distancia del Sol varía sólo un 6% en el transcurso de un año. Cuando la órbita es más elíptica, la distancia varía en un 30%. Estos cambios cíclicos en la rotación y la órbita de la Tierra se denominan *ciclos de Milankovitch*, en honor al astrónomo serbio, Milutin Milankovitch, que desarrolló a principios del siglo XX las fórmulas matemáticas que los explican.

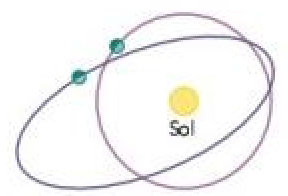
La inclinación del eje de la Tierra es responsable de las estaciones, y los ciclos de Milankovitch pueden tener efectos señalados sobre ellas. La variación en el ángulo de inclinación cambia la intensidad de las estaciones. A medida que el ángulo aumenta, las estaciones son más ex-




**(a) Oblicuidad.** La Tierra está alineada con el Sol mediante una inclinación axial conocida como oblicuidad. Esta inclinación axial varía entre 22,0° y 24,5° durante un ciclo de 41.000 años.



**(b) Precesión.** La Tierra también gira alrededor de su eje formando distintas direcciones de inclinación conocidas como precesión. Este ciclo tarda unos 26.000 años.




**(c) Variaciones de la órbita terrestre.** La Tierra también cambia su modelo orbital elíptico a uno circular en un ciclo que dura unos 93.000 años.

**Figura 15.5. Ciclos de Milankovitch.**

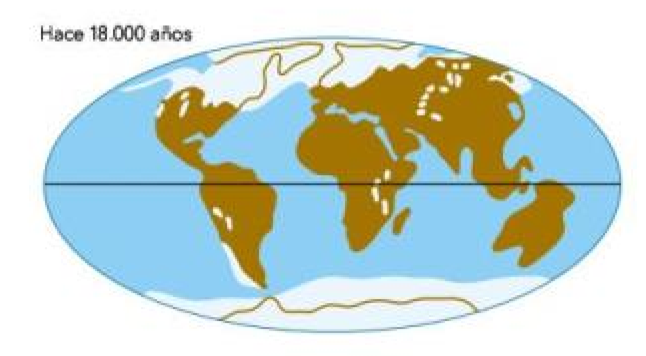
Los ciclos de Milankovitch afectan a las estaciones y contribuyen a la alternancia de los períodos de frío y calor a través del tiempo geológico. (**a**) El ángulo de inclinación del eje de la Tierra varía entre 22 grados y 24,5 grados en un ciclo que dura 41.000 años. (**b**) La dirección de la inclinación varía en un ciclo que dura unos 26.000 años. (**c**) La forma de la órbita de la Tierra alrededor del Sol pasa de ser prácticamente circular a elíptica en un ciclo que dura alrededor de 93.000 años.

tremas, es decir, los veranos son más calurosos y los inviernos son más fríos. Sin embargo, cuando disminuye, los cambios estacionales se vuelven casi imperceptibles. La variación en la dirección de la inclinación invierte lentamente las estaciones: dentro de otros 11.500 años, el verano en el Hemisferio Norte comenzará en diciembre! A medida que la órbita de la Tierra adopta una forma más elíptica, los cambios climáticos se hacen más extremos en un hemisferio (norte o sur) y menos extremos en el otro.

En las regiones templadas, las estaciones han desempeñado un papel primordial en la evolución de las características anatómicas, los mecanismos de control del desarrollo y los sistemas fisiológicos de los vegetales y otros organismos fotosintéticos. Muchas plantas comienzan a crecer en primavera y florecen, en respuesta a una determinada duración del día, en verano. A medida que los días otoñales son más cortos y fríos, las plantas comienzan a obrar cambios que conducen a la dormancia invernal. Los humanos y otros animales que dependen de las plantas para conseguir alimento sincronizan sus actividades para seguir el ritmo de la vida vegetal. Por ejemplo, dado que los cultivos se atienden y cosechan durante el verano, el sistema escolar se ha establecido históricamente en los períodos del año con menos trabajo agrícola.

Los ciclos de Milankovitch son los principales responsables de la alternancia de períodos de calor y frío en la historia geológica. Durante los períodos de calor, los mantos glaciares polares se derriten, provocando un aumento del nivel del mar, así como extensas inundaciones en las zonas costeras. Durante los períodos de frío han tenido lugar las glaciaciones. Hace unos 18.000 años, en el nivel máximo que alcanzó la última glaciación, el hielo cubrió alrededor del 29% de la superficie terrestre del Planeta, casi tres veces lo que la cubre hoy en día (Figura 15.6). Una gran parte del Norte de Europa se vio cubierta por capas de hielo estáticas y glaciares de lento movimiento y miles de metros de anchura. Las capas de hielo y los glaciares arrasan la vegetación y enfrían las regiones no glaciares de los continentes. También cambian ostensiblemente la tierra que cubren, por lo que, cuando se retiran, las áreas que se descubren son completamente diferentes a las que existían anteriormente en ese mismo lugar.

Al igual que la deriva continental, las glaciaciones avanzan muy despacio, pero sus efectos en la distribución de vegetales y animales son bastante trascendentes. El polen recuperado de sedimentos hallados en el fondo de los lagos y restos de materia vegetal mezclada entre los excrementos de herbívoros han revelado que los patrones de vegetación han cambiado con el avance y retirada de los hielos. Por ejemplo, la vegetación alrededor del Gran Cañón (Colorado, EE UU) era bien distinta hace 9.000 años, es decir, durante la última glaciación. El pino ponderosa (*Pinus ponderosa*), un árbol común en los bosques actuales de la región, apenas aparecía y abundaba más al sur. *Pinus flexilis*, que hoy en día crece más al norte, era la especie de pino predominante. Durante la última glaciación, en el Hemisferio Norte, las especies vegetales solían crecer entre 400 y 700 kilómetros más hacia el sur y a una altitud entre 700 y 900 metros menor de lo que lo hacen actualmente.



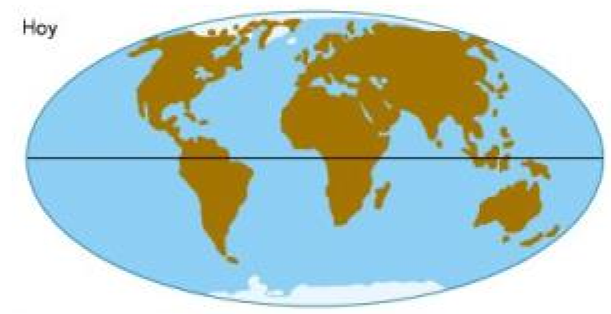




**Figura 15.6. La última edad de hielo.**
Una porción considerable de Norteamérica y Europa estaba cubierta por gruesas capas de hielo en el punto más álgido de la última edad del hielo, hace 18.000 años.

## La extinción es un factor más de la vida en la Tierra

Durante el largo camino de la historia evolutiva, la mayoría de las especies se han extinguido. El registro fósil indica que han tenido lugar al menos cinco grandes extinciones masivas desde el principio de la Era Paleozoica. Una extinción masiva acontecida hace 250 millones de años eliminó el 90% de las especies de la Tierra. Otra extinción

masiva que tuvo lugar hace 65 millones de años, al final del Mesozoico, resultó en la desaparición de la mitad de las especies marinas, así como de muchas especies de vegetales y de animales terrestres, incluidos los dinosaurios.

De manera general, las extinciones ocurren cuando el medio ambiente cambia demasiado rápido para la adaptación genética de las poblaciones de organismos. Dichas adaptaciones están basadas en nuevos fenotipos que surgen debido a mutaciones. Cuando el ritmo del cambio ambiental es superior que el ritmo de mutación, algunas poblaciones pueden no sobrevivir.

Las extinciones pueden ser causadas por cambios medioambientales violentos provocados por un acontecimiento catastrófico, como una enorme erupción volcánica o el impacto de un gran objeto extraterrestre contra la Tierra. Por ejemplo, hay muchas pruebas que revelan que la extinción masiva que acabó con los dinosaurios pudo haber sido provocada por un asteroide o un cometa que colisionó contra la Tierra. El cráter de Chicxulub, de 185 kilómetros de diámetro, en el Golfo de México, cerca de la Península de Yucatán, señala el posible lugar de la colisión. La datación radiométrica del material expulsado del cráter reveló que la colisión, al igual que la extinción masiva, tuvo lugar hace 65 millones de años. Los científicos sospechan que una enorme nube de polvo creada por la colisión pudo haber enfriado la superficie terrestre y bloqueado la luz solar durante años, reduciendo la fotosíntesis y causando, por ende, la extinción de muchas plantas y animales.

Otros cambios más graduales en el medio ambiente pueden también desembocar en la extinción. Por ejemplo, la lenta convergencia de los continentes en una sola masa de tierra casi al final del Paleozoico (*véase* la Figura 15.4) cambió los hábitat marinos y terrestres al alterar las corrientes oceánicas, lo que redujo la línea de costa global y aumentó la superficie de tierra árida en el interior continental. Estos cambios pueden haber contribuido a la extinción masiva que tuvo lugar por esa época. Más recientemente, otros cambios ambientales varios causados por el hombre han multiplicado la tasa de extinción *por mil*. En muchos casos, estas extinciones son el resultado de la destrucción de los hábitat, como, por ejemplo, cuando se talan los bosques de zonas templadas o tropicales para obtener madera, o cuando se queman para dejar tierra libre para la agricultura (Figura 15.7). Los investigadores estiman que la destrucción de los hábitat por parte del hombre es la causa de la extinción de miles de especies cada año.

Otro factor significativo en la extinción de especies es la competencia existente entre ellas por los limitados recursos. Estudiaremos este factor en una próxima sección.



**Figura 15.7.** **Destrucción del hábitat de un bosque tropical.**

Los hombres destruyen 200.000 kilómetros cuadrados de bosques tropicales cada año. A medida que los bosques desaparecen, miles de especies vegetales y animales se extinguen.

## Repaso de la sección

1. **Explica dos maneras por las que pueden formarse los fósiles.**
2. **¿Cómo se utiliza la datación radiométrica para establecer la edad de los fósiles?**
3. **¿Qué es una sopa orgánica?**
4. **Explica la tectónica de placas.**
5. **¿De qué manera las glaciaciones cambian la distribución geográfica de las especies?**

# Mecanismos evolutivos

Miremos a nuestro alrededor. Todos tenemos diferente aspecto, básicamente porque cada uno de nosotros posee una combinación diferente de alelos para los genes que controlan nuestras características visibles. Una variación similar en los alelos tiene lugar entre los individuos de una población de plantas o de otros organismos cualesquiera. Mientras las leyes mendelianas de la herencia se refieren a los genes de individuos (*véase* el Capítulo 12), la evolución se aplica a las poblaciones. El análisis combinado de la herencia y la evolución dio origen a la **Genética de Poblaciones**, el estudio del comportamiento de los genes en las poblaciones.

## La evolución es un cambio en la frecuencia de los alelos de una población a través del tiempo

La Genética de Poblaciones define la evolución como «un cambio en la frecuencia de alelos en una población a través del tiempo». Tomemos como ejemplo una población de 1.000 plantas de guisantes. Cada planta posee dos alelos para la altura (*HH*, *Hh* o *hh*). Por lo tanto, hay 2.000 alelos de altura en la población. Si 1.000 de los alelos son *H* y 1.000 son *h*, entonces, la frecuencia de cada alelo en la población es de 0,5. Si, de generación en generación, la frecuencia de *H* aumenta, mientras que la de *h* disminuye, de acuerdo con la definición aportada anteriormente, existe evolución. Lo mismo ocurriría si la frecuencia de *H* disminuye, mientras que la de *h* aumenta. Por otro lado, si la frecuencia de ambos alelos se mantiene igual en las generaciones sucesivas, entonces la población no evolucionaría.

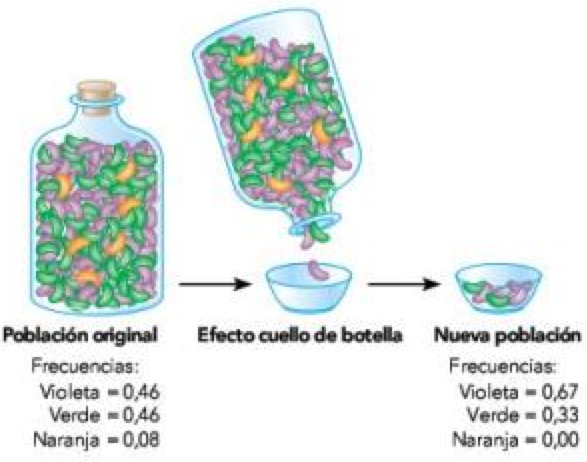
En 1908, un matemático inglés, G. H. Hardy, y un médico alemán, G. Weinberg, propusieron que la frecuencia de alelos en una población permanecería igual si se dan las siguientes cinco condiciones:

1. El tamaño de la población es grande.
2. No se producen mutaciones.
3. No se producen migraciones.
4. El apareamiento es aleatorio.
5. No se produce selección natural.

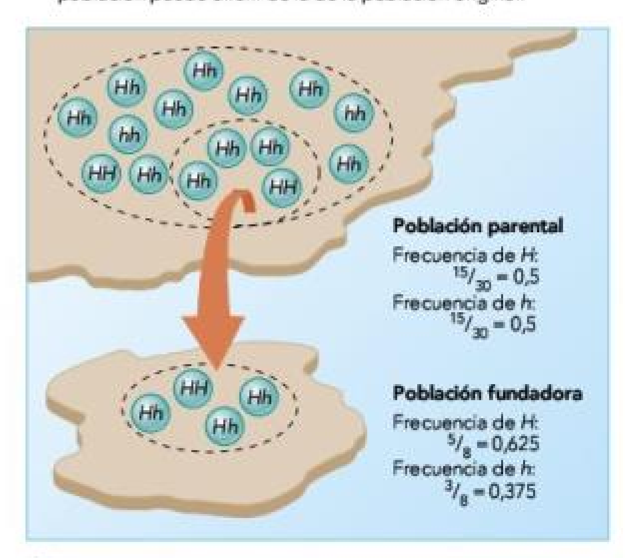
Si se cumplen estas cinco condiciones, la frecuencia de alelos se halla en un estado constante, o equilibrio, conocido como *equilibrio Hardy-Weinberg*. Por otro lado, si no se cumple cualquiera de estas cinco condiciones, la frecuencia de alelos cambiará y habrá evolución. De hecho, en cualquier población natural es muy extraño que se den las cinco condiciones. En consecuencia, es más útil pensar en el equilibrio Hardy-Weinberg como en un concepto teórico que nos permite analizar condiciones específicas que *impedirían* la evolución de una población. Examinemos cada condición individualmente.

1. *El tamaño de la población es grande.* Cuando se lanza una moneda varias veces, existen muchas más posibilidades de obtener una proporción 1:1 de cara y cruz si el número de lanzamientos de la moneda (muestreo) es muy grande. En cambio, si el muestreo es pequeño, la proporción obtenida puede ser distinta a 1:1 simplemente por azar. De manera similar, en las poblaciones pequeñas de organismos, la frecuencia de alelos puede cambiar de generación en generación por azar, un fenómeno conocido como **deriva genética**.

Hay dos situaciones en las que el tamaño de la población puede disminuir lo suficiente como para que la deriva genética afecte a la frecuencia de alelos. El primero, denominado *efecto cuello de botella*, tiene lugar cuando una sequía, una erupción volcánica, una inundación u otro desastre reduce de manera radical y no selectiva el tamaño de una población (Figura 15.8a). Si la frecuencia de ale-




**(a) Efecto cuello de botella.** En esta analogía, verter unas pocas gominolas de una botella con un cuello estrecho es como reducir radicalmente el tamaño de una población de organismos. La frecuencia de gominolas (alelos) en la nueva población puede diferir de la de la población original.




**(b) Efecto fundador.** Cuando unos pocos individuos de una población grande se desplazan hasta una nueva región, la frecuencia de alelos en la población fundadora puede diferir de la de la población parental.

**Figura 15.8.** Situaciones que dan origen a la deriva genética.

los de la población más pequeña no iguala a la de la población original, ha habido evolución.

La segunda situación que permite la deriva genética, llamada *efecto fundador*, tiene lugar cuando un número pequeño de individuos pertenecientes a una gran población coloniza una nueva región, como una isla (Figura 15.8b). Si la población en la nueva región posee una frecuencia de alelos distinta a la de la población parental, la población de la nueva región ha evolucionado. El cadillo (*Xanthium strumarium*) es un buen ejemplo de efecto fundador. Las semillas del cadillo se adhieren firmemente al pelaje o plumaje de los animales. Una única semilla, transportada hasta una nueva región por un animal, puede establecer una población con la colección de alelos exclusiva de esa semilla.

2. *No se producen mutaciones.* Como aprendimos en el Capítulo 13, las mutaciones alteran la secuencia de nucleótidos de los genes y pueden transformar un alelo en otro. En la mayoría de las circunstancias, la tasa de mutación es bastante baja. A menudo, un solo gameto entre un millón sufre la mutación de un gen determinado. Si la mutación tiene lugar en los gametos de un individuo y se transmite a su descendencia, la frecuencia de alelos de la población cambiará. Con todo, en una población grande, el cambio en la frecuencia será pequeño, pues la descendencia sólo representa una pequeña fracción del total de la población. Por consiguiente, las mutaciones por sí solas no perturban significativamente el equilibrio Hardy-Weinberg. Aun así, es importante recordar que las mutaciones son la fuente original de toda variación genética en las poblaciones.

   Como veremos más adelante, si un nuevo alelo que surge por mutación otorga a un individuo una ventaja selectiva en un medio determinado, la frecuencia de dicho alelo puede aumentar rápidamente debido a la selección natural. Por ejemplo, una planta con una mutación que le confiere tolerancia a un metal tóxico puede contar con una ventaja selectiva en áreas donde el suelo presenta una concentración elevada de dicho metal. Las mutaciones no están «disponibles» porque resulten útiles para una población en particular. Por el contrario, las mutaciones tienen lugar de manera aleatoria en todas las poblaciones, y la selección natural puede aumentar la frecuencia de los alelos resultantes de dichas mutaciones.

3. *No se producen migraciones.* La migración de individuos o gametos dentro o fuera de una población puede cambiar la frecuencia de alelos de dicha población. En las plantas, la migración suele tener lugar cuando el polen, las semillas o los frutos de una población son transportados a otras poblaciones por el viento o los animales. De manera alternativa, existen varias formas de reproducción vegetativa, como la producción de tallos rastreros u horizontales, que pueden unir a poblaciones aisladas con distintas frecuencias de alelos. El movimiento de los alelos de una población a otra se conoce como **flujo génico**.
4. *El apareamiento es aleatorio.* Cuando el apareamiento es aleatorio, los individuos de una población se cruzan independientemente del genotipo. Por el contrario, cuando el apareamiento no es aleatorio, los individuos se aparean con otros individuos que poseen un genotipo determinado, mientras que los individuos con genotipos diferentes pueden ser excluidos del apareamiento. La autofecundación (por ejemplo, en los guisantes de huerta) es el paradigma más extremo de apareamiento no aleatorio. Otro ejemplo es el llamado *apareamiento asociativo*, en el que los individuos que comparten ciertos rasgos se aparean unos con otros. En las plantas, el *apareamiento asociativo* puede ser fruto de la preferencia por un polinizador. Por ejemplo, las polillas tienden a alimentarse del néctar de las flores con largas corolas y, en consecuencia, tienen más posibilidades de transferir polen entre las flores que poseen dicho rasgo.
5. *No se produce selección natural.* La última condición para que se cumpla el equilibrio Hardy-Weinberg sostiene que no se favorece o selecciona ninguna combinación concreta de alelos por encima de otra. Esta condición casi nunca se da en las poblaciones naturales. La selección natural cambia la frecuencia de alelos de una población, porque los individuos con ciertos genotipos producen más descendencia que los individuos con otros genotipos. De los diversos mecanismos que pueden hacer que una población evolucione (deriva genética, mutación, flujo de genes, apareamiento no aleatorio y selección natural), sólo la selección natural puede adaptar una población a su entorno. Dedicaremos el resto de esta sección a explorar la selección natural con más detalle.

## La mayor parte de los organismos posee el potencial de producir un exceso de descendientes

Si hemos tenido un césped plagado de dientes de león, hemos observado en un acuario una explosión demográfica de peces «Guppy», o hemos visto un lago tornarse de color verde brillante debido a la presencia de algas en verano; entonces hemos sido testigos de la capacidad de los organismos para producir una descendencia numerosa. Las poblaciones de organismos con reproducción sexual son estables si cada pareja de individuos producen sólo dos vástagos, y si éstos sobreviven y producen a su vez otros dos descendientes. Sin embargo, la mayoría de los organismos son capaces de producir más descendencia, que puede sobrevivir y reproducirse. Esto da lugar a que ocasionalmente tenga lugar una explosión demográfica, siempre que el medio facilite una buena oportunidad. Y lo que es más importante: cuando el medio es fuente de más desafíos que de ordinario, lo cual desemboca en la muerte de muchos individuos, la superproducción de descendientes puede incrementar las posibilidades de que, al menos, unos pocos individuos sobrevivan para perpetuar la población.

En su *Ensayo sobre el principio de la población*, publicado en 1798, Thomas Malthus puntualizó que las poblaciones de organismos tienden a aumentar geométricamente. En una progresión geométrica, los números aumentan multiplicados por un factor constante. Por ejemplo, si se multiplican por el factor 2, el resultado es igual a 2, después a 4, 8, 16, 32, 64, etc. Los números aumentan con mayor rapidez si los factores son mayores. Por ejemplo, un típico tomate de tamaño medio puede contener 300 semillas. Si cada semilla produjera una planta, y cada una de esas planas produjera 300 plantas, después de cinco generaciones habría 2,43 billones ($2,43 \times 10^{12}$) de plantas! Obviamente, no suele alcanzarse el potencial máximo de reproducción de los organismos. Existen otros factores que actúan para restringir el tamaño de las poblaciones.

Una razón por la que el tamaño de las poblaciones se restringe es que los recursos son limitados. Malthus argumentó que, aunque las poblaciones tienden a aumentar geométricamente, no ocurre lo mismo con su provisión de alimentos. En consecuencia, las poblaciones cuentan con el riesgo de sobrepasar su suministro alimenticio. En efecto, la comida no es la única necesidad de un organismo. Las plantas y otros organismos fotosintéticos también necesitan luz, nutrientes minerales, agua, un espacio de crecimiento y, en el caso de algunas plantas con flores, el servicio de agentes polinizadores.

## Los individuos de una misma población presentan numerosas diferencias fenotípicas

Con la salvedad de los gemelos idénticos, cada persona es única. Lo mismo ocurre con la mayoría de las poblaciones naturales de cualquier organismo, incluidos las plantas. A no ser que tengamos conocimiento sobre el organismo en cuestión, puede que no percibamos las diferencias tan fácilmente como hacemos con las personas, aunque dichas diferencias existan. Por ejemplo, los guisantes que Mendel estudió variaban en altura, en el color de las flores, en la forma de las semillas y en otros caracteres. Los árboles de una especie determinada suelen variar considerablemente en cuanto a la altura, longevidad, forma y tamaño de las partes florales y de las semillas, así como casi cualquier otro carácter que se pueda medir, ya sea anatómico, fisiológico o bioquímico. Darwin era muy consciente de las variaciones individuales dentro de una misma especie, aunque no comprendía su origen. Hoy en día, sabemos que muchas diferencias fenotípicas entre individuos se deben a diferencias en el genotipo.

Como mencionamos anteriormente, las mutaciones son la fuente original de la variación genética en los organismos. Recordemos del Capítulo 13 que una mutación puntual, consistente en el cambio de un único nucleótido en el ADN, puede dar lugar a un cambio de un solo aminoácido en una proteína. Si dicha proteína es una enzima, este cambio en la composición del aminoácido puede bastar para variar la actividad catalítica de la enzima, que podría aparecer fenotípicamente como una estructura o función alterada.

La recombinación y la recombinación cruzada son fuentes adicionales de variación genética en los organismos con reproducción sexual. La *recombinación* se refiere a la mezcla de alelos que tiene lugar durante la meiosis. Incluso si no se han producido nuevas mutaciones, la segregación independiente de cromosomas homólogos en la anafase 1 de la meiosis posibilita que cada gameto contenga una única combinación de alelos (*véase* la Figura 12.6). Por ejemplo, en una planta de guisante con 7 pares de cromosomas y alelos distintos para un gen de cada cromosoma, la probabilidad de que dos gametos idénticos se produzcan es de 1 dividido entre $2^7$, ó 1/128. La recombinación cruzada durante la meiosis incrementa aún más la variación genética al producir cromosomas con nuevas combinaciones de alelos (*véase* la Figura 12.10).

Los transposones son una cuarta fuente de variación genética. Como ya estudiamos en el Capítulo 14, estas secuencias de ADN poseen la capacidad de moverse de un

lugar a otro en los cromosomas y pueden influir en la expresión fenotípica de los genes en los que penetran.

## Algunos rasgos confieren una ventaja adaptativa

Según el punto de vista darwinista de los organismos, éstos tienen unos rasgos particulares que les procuran una mayor adaptación a un medio determinado. De este modo, ciertos rasgos son más comunes entre los individuos de una población, mientras que los rasgos que no confieren una ventaja adaptativa tan grande son menos comunes. Examinemos la idea tomando como referente la forma de una hoja.

Las hojas grandes, no divididas y con bordes lisos (Figura 15.9a) suelen ser más comunes en las plantas que crecen en regiones con precipitaciones relativamente abundantes y temperaturas elevadas, así como en las plantas que viven a la sombra. Por ejemplo, las plantas de los bosques tropicales suelen tener dichas hojas. Un muestreo reveló que el 90% de los árboles de la selva del Amazonas poseían hojas no divididas. En una selva, donde no hay viento y la intensidad de la luz es escasa bajo la cubierta forestal, las plantas con grandes hojas no divididas pueden poseer una ventaja adaptativa. Es más, en una selva, cuanto más bajas estén las hojas, más grandes serán y más posibilidades tendrán de desarrollar un *acumen* o goteador, una larga punta que drena de la superficie de la hoja el agua que cae de la vegetación más elevada.

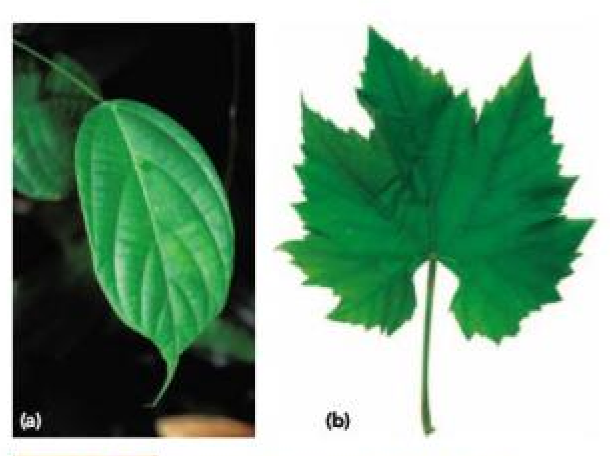



**Figura 15.9.** Ventajas adaptativas de la forma de una hoja.

(**a**) Las hojas no divididas y con bordes suaves son características de plantas de regiones con precipitaciones intensas, como los bosques o selvas tropicales. Las plantas que crecen en la parte más baja del bosque, como este espécimen de una selva de Malasia, tienden a poseer hojas con acumen, que es la punta que facilita el goteo. (**b**) Las plantas con hojas muy divididas y lobuladas, como esta hoja de arce, se suelen hallar en regiones templadas más secas.

En contrapartida, las hojas muy divididas y lobuladas, con una superficie menor (Figura 15.9b), se suelen asociar con las plantas que crecen en regiones templadas, con escasas precipitaciones y temperaturas más bajas, así como con las plantas que viven bajo la luz directa del sol. En los bosques caducifolios, las hojas divididas disipan el viento de forma más efectiva sin dañarse, y la mayor intensidad de luz hace que una superficie mayor no sea indispensable.

Las plantas que viven en condiciones extremas, como las que viven en desiertos o en tundras, tienden a poseer hojas no divididas, pequeñas y gruesas. A las hojas pequeñas no les afecta tanto el viento, y las hojas gruesas retienen mejor el agua.

## La selección natural favorece a los individuos con los fenotipos mejor adaptados

¿Cuál es la causa de que haya distintas formas de hojas? Ciertamente, la forma de las hojas está controlada genéticamente. Para ella codifican genes de desarrollo que regulan la localización y el alcance de la división y el crecimiento celulares. Según el punto de vista darwinista, la forma de las hojas, al igual que otros rasgos, está sujeta a la selección natural. La selección natural supone que los individuos mejor adaptados a su entorno tienen más posibilidades de sobrevivir y reproducirse con éxito. Se dice que los individuos que contribuyen más a la siguiente generación poseen una mejor *aptitud* o vigor(*véase* el cuadro *El fascinante mundo de las plantas* en la página 380).

La selección natural tiene lugar tanto dentro de una especie como entre especies. Dentro de una especie, los individuos mejor adaptados tienen más probabilidades de reproducirse, y su juego de alelos particular aumentará su frecuencia dentro de la población. Entre especies ocurre un fenómeno similar, y las especies mejor adaptadas son las que aumentarán el tamaño de su población.

Algunos de los primeros evolucionistas veían la selección natural como una guerra sangrienta entre poderosos carnívoros por los cadáveres de sus presas. Aunque este tipo de cosas ocurren, la competencia puede comprender recursos de muchos tipos y suele ser más indirecta que directa. Por ejemplo, dos vegetales que crecen en el mismo lugar pueden competir por la luz, los minerales y el agua.

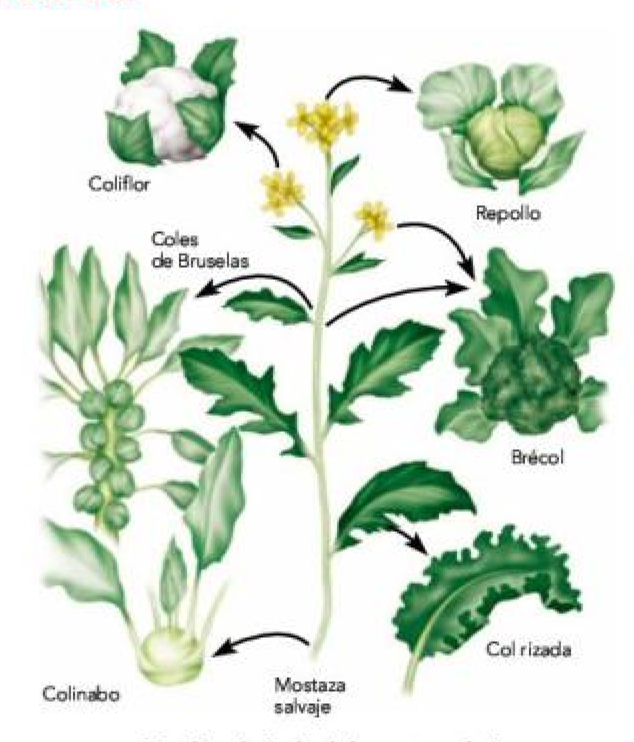
EL FASCINANTE MUNDO DE LAS PLANTAS

## Selección artificial

Durante miles de años, la gente ha reservado las semillas de las mejores plantas, o ha realizado esquejes de las plantas más valiosas, con la esperanza de mejorar la calidad y la cantidad de las flores, frutas y verduras. El proceso de cruzamiento selectivo de plantas o de animales para favorecer la producción de descendencia con rasgos deseables se denomina *selección artificial*. En ocasiones, la selección artificial ha llevado a la creación de nuevos tipos de plantas. Un buen ejemplo de esto es el abanico diverso de plantas cuyo antepasado común es la mostaza salvaje. Mediante selección artificial, los agrónomos han explotado distintos aspectos de la planta original para producir variedades con un aspecto y sabor muy diferentes. En la selección artificial actúan las mismas fuerzas que en la selección natural, sólo que, en la primera, el agente selectivo es el agrónomo en lugar de las restricciones impuestas por el entorno.

Hoy en día, los agrónomos practican la selección artificial a una escala mayor y más sofisticada. Buscan el incremento de las cosechas, la resistencia a enfermedades, la tolerancia al frío, la mejora de la calidad nutricional, así como otros rasgos útiles. Pueden encontrar dichos rasgos tanto en plantas de cultivo, como en un pariente silvestre no cultivado. Los agrónomos cruzan entonces las plantas que poseen el carácter útil con las plantas cultivadas que carecen de dicho rasgo. El objetivo es introducir el alelo que codifica para el carácter deseado en el genoma de las plantas cultivadas. Por ejemplo, durante muchos años los mejoradores del trigo han intentado producir plantas enanas o semi-enanas resistentes a la acción del viento. También querían lograr plantas que depositaran la mayoría de los productos fotosintéticos en sus granos y que no produjeran más hojas que las necesarias, para así obtener un gran rendimiento de los granos del cereal. Dichas plantas fueron finalmente conseguidas, y han aumentado la producción de trigo en zonas expuestas al viento.

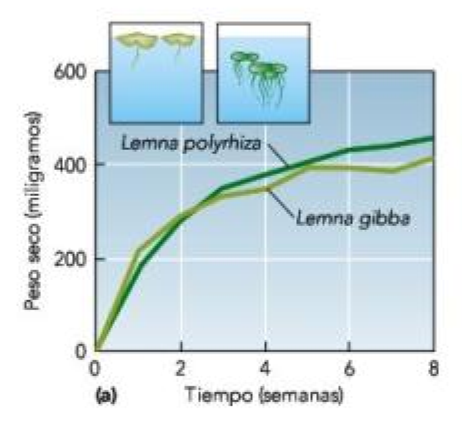
Como aprendimos en el Capítulo 14, los ingenieros genéticos de plantas también se ocupan en las mismas actividades de selección para conseguir plantas mejoradas. Como los genes pueden trasladarse de una especie a otra y seguir funcionando, los científicos pueden buscar un rasgo deseable en casi cualquier vegetal, e incluso en organismos distintos a las plantas, y tratar de introducirlo en el cultivo que quieren mejorar. En la naturaleza, el flujo de genes tiene lugar entre miembros de una misma especie y, ocasionalmente, entre especies emparentadas. Gracias a la Ingeniería Genética, el flujo de genes puede tener lugar entre reinos ditintos.




Hortalizas derivadas de la mostaza salvaje.

Como ejemplo específico de selección natural y adaptación relativas a la competencia entre especies, consideremos un experimento llevado a cabo por el J. Clatworthy y el John Harper, en la Universidad de Oxford, con dos especies de lentejas de agua, *Lemna polyrhiza* y *L. gibba* (Figura 15.10). Las dos son pequeñas plantas con flores que crecen en tranquilos lagos y lagunas de agua dulce. Cuando crecen por separado, *L. polyrhiza* crece más rápido que *L. gibba*. Sin embargo, cuando ambas especies crecen juntas, *L. gibba* crece más rápido que *L. polyrhiza*. Esto se debe a que *L. gibba* posee saquitos llenos de aire que le permiten flotar en la superficie, donde maximiza su fotosíntesis mientras da sombra a *L. polyrhiza*. En este caso, los vegetales compiten por el área de superficie donde pueden estar expuestas a la luz.

Como muestra el ejemplo que acabamos de describir, la competencia puede llevar a la selección del fenotipo mejor adaptado cuando los recursos son limitados. Sin



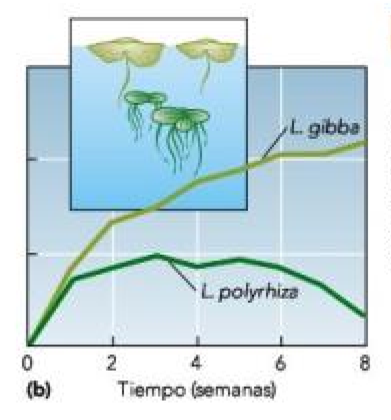



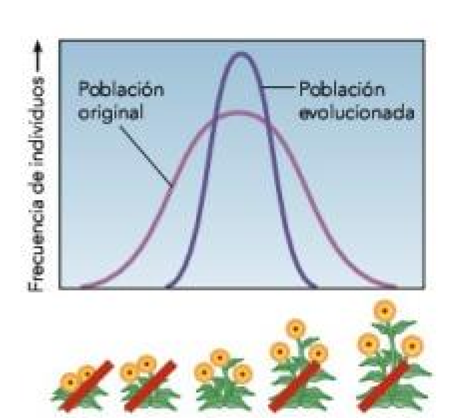

**Figura 15.10.** **Competencia entre dos especies de lenteja de agua.**

**(a)** Cuando cada especie crece por separado, *Lemna polyrhiza* lo hace más rápido que *Lemna gibba*. **(b)** Cuando ambas especies crecen juntas, *L. gibba* flota en la superficie y recibe más luz, por lo que crece más rápido que *L. polyrhiza*.

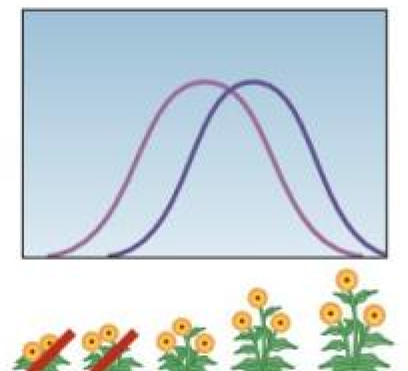
embargo, la competencia por los recursos no es un requisito indispensable para que se produzca la selección natural. La selección natural puede tener lugar con recursos ilimitados si ciertos individuos o especies simplemente producen más descendencia que otros. En este caso, la selección natural favorece a los fenotipos con mayor capacidad reproductora.

La selección natural puede cambiar la frecuencia de los fenotipos de una población de tres formas. La Figura 15.11 ilustra estas tres formas, empleando el ejemplo de la altura de la planta como un carácter para el que múltiples fenotipos son posibles.

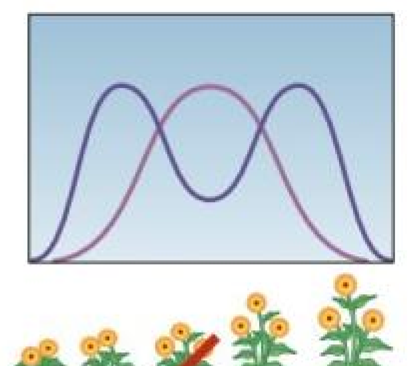
- La **selección estabilizadora** reduce la variación en una población mediante la eliminación de los individuos con fenotipos extremos (en nuestro ejemplo, los vegetales de mucha o poca altura). Como resultado, la frecuencia mayor de individuos se encuentra en la mitad del rango fenotípico.
- La **selección direccional** cambia la media o fenotipo típico en una dirección, favoreciendo a los individuos que tienen un fenotipo extremo. Por ejemplo, la selección direccional se produce si los vegetales de mucha altura son favorecidos frente a los de poca altura. Si continúa, la selección direccional puede terminar causando la evolución de una población hasta el punto de volverse tan diferente de su forma original como para ser considerada una nueva especie. La transformación de una especie en otra se conoce como **anagénesis** o evolución filética.




**(a)** En la **selección estabilizadora,** los individuos con fenotipos extremos (plantas de mucha altura y de poca altura) son eliminados.



**(b)** En la **selección direccional,** los individuos con un fenotipo extremo (en este caso, las plantas de poca altura) son eliminados.



**(c)** En la **selección disruptiva** o **diversificadora,** los individuos con fenotipos intermedios (plantas de altura media) son eliminados.

**Figura 15.11.** **Tres modos de selección natural.**

La selección natural puede cambiar la frecuencia de los fenotipos de una población eliminando ciertos fenotipos y favoreciendo otros. Estos gráficos muestran los efectos de la selección natural en una población original de plantas de altura variable.

- La **selección disruptiva** divide una población en dos partes, favoreciendo a los individuos de ambos extremos del rango fenotípico, como las plantas de mucha altura y las plantas de poca altura. La frecuencia de los individuos disminuye con los fenotipos intermedios. Si la selección disruptiva continúa, puede hacer que una especie se convierta en dos especies, un proceso llamado **cladogénesis** o evolución ramificada. Ahondaremos en el origen de las especies más adelante en este capítulo.

## La evolución puede producirse de forma rápida

Darwin creía que un cambio evolutivo notorio se producía durante grandes períodos de tiempo geológico. A medida que la evolución continúa, las especies siguen separándose y al final se convierten en nuevos géneros o en otras categorías taxonómicas. En 1972, Niles Eldredge y Stephen Jay Gould propusieron que, en determinadas circunstancias, la evolución puede ser muy rápida. En su modelo de **equilibrio puntuado**, entre los largos períodos con pocos cambios evolutivos o ninguno se dan períodos cortos de cambio rápido. El tipo de evolución rápida propuesto por Eldredge y Gould puede llevar unos pocos años o unos pocos miles de años, pero no los millones de años que requiere la separación gradual de una población en dos especies.

Un ejemplo de evolución rápida es la colonización de las zonas de residuos mineros por parte de las plantas. Estos residuos son los materiales de desecho abandonados tras una operación minera. A menudo, presentan una elevada concentración de metales pesados. Muchas especies de plantas típicas en tales regiones no crecen jamás en las zonas de residuos mineros, pero sí unas pocas especies (Figura 15.12). Las investigaciones con varias especies de gramíneas han demostrado que las únicas que pueden sobrevivir en las zonas de escombros mineros son aquellas tolerantes a los metales pesados. Las plantas tolerantes proliferan rápidamente, mientras que las que no lo son no llegan a madurar. Como el nivel de selección es muy elevado, en pocas generaciones se desarrollan poblaciones considerables de plantas tolerantes y la frecuencia de alelos para la tolerancia aumenta con rapidez. En los suelos normales, las plantas tolerantes sobreviven, pero no crecen tan bien como las no tolerantes.

Otro ejemplo de evolución rápida puede observarse cuando el pastizal o el césped se rotura o somete a pastoreo. *Prunella vulgaris* es una hierba común de la familia de la menta que puede alcanzar 30 centímetros de altura en pastizales no alterados, pero también puede dar origen a una forma corta y compacta que sobrevive entre el césped o en pastos donde los animales pacen a menudo (Figura 15.13). Las plantas pueden o no transmitir el carácter compacto a su descendencia. Aparentemente, el alelo para la cortedad está por lo general presente en la población a una baja frecuencia. Este alelo parece tener valor adaptativo sólo cuando el alelo para la altura se encuentra bajo una presión selectiva intensa, como cuando un cortacés-



**Figura 15.12.** **Evolución de las gramíneas en las zonas de residuos mineros.**

El vallico (*Agrostis tenuis*) que aparece en esta fotografía en primer plano crece sobre los residuos de una mina de plomo en Gales, Reino Unido. A diferencia de muchas especies, el vallico posee alelos que otorgan a algunos individuos la capacidad de tolerar los metales pesados existentes en los residuos mineros.



**Figura 15.13.** **Evolución en respuesta al pastoreo.**

La hierba *Prunella vulgaris* tiene dos formas posibles, la forma alta y la forma compacta. En las praderas o pastizales muy frecuentados sólo se encuentra la forma compacta.

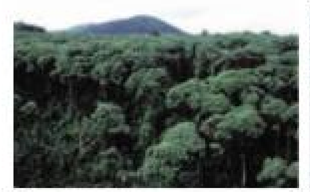
## EVOLUCIÓN

### Las plantas de las Islas Galápagos

Los pinzones de las Galápagos, estudiados por Darwin, se suelen citar como ejemplo de cómo los microhábitat de un archipiélago de pequeñas islas pueden dar lugar a la radiación adaptativa y la diversificación fenotípica a partir de una sola especie. Estas aves desarrollaron muchas formas de pico distintas según la dieta que adoptaban en cada microhábitat.

Las plantas de las Galápagos también aportan ejemplos igualmente interesantes, aunque menos conocidos, como las plantas con flores del género *Scalesia*. Estas plantas probablemente colonizaron las Galápagos poco después de que las islas comenzaran a formarse hace entre 5 y 3 millones de años. Las poblaciones de las que procedieron estos colonizadores seguramente estuvieron localizadas en el continente, al oeste de Sudamérica. Los frutos de *Scalesia* no presentan vilanos vellosos (estructura que ayuda a la dispersión de algunos frutos por parte del viento), por lo que es probable que un ave las transportara a las islas. De hecho, los frutos de *Scalesia* suelen tener una cobertura bañada por una resina pegajosa producida por el vegetal, lo que les ayuda a adherirse al plumaje de las aves.

En las Galápagos, *Scalesia* evolucionó hasta convertirse en un grupo formado por al menos 15 especies y numerosas variedades, entre arbustos y árboles, que ocupan una gran variedad de medios característicos. La forma de las hojas es indicativa de la diversidad fenotípica que ha aparecido. En general, las especies de *Scalesia* con hojas muy lobuladas o muy divididas están restringidas a las zonas secas y bajas, mientras que las especies con hojas oblongas o elípticas se encuentran en zonas más elevadas con precipitaciones más abundantes.


*S. pedunculata*


*S. gordilloi*


*S. helleri*


*S. stewartii*

Probablemente, la primera especie de *Scalesia* que llegó a las Galápagos ya no exista, pero se cree que vivió en San Cristóbal, la isla más antigua. Las plantas del género *Scalesia* han evolucionado hasta dar origen a varias especies distintas en los numerosos microambientes de las Islas Galápagos. Estas fotografías, facilitadas por Conley McMullen de la Universidad James Madison, muestran que *S. pedunculata* es un árbol forestal alto, con hojas no divididas, que crece en las húmedas tierras altas. *S. gordilloi* es una forma herbácea rastrera, con hojas no divididas, que crece cerca del océano, pero en suelo seco. *S. helleri* es un pequeño arbusto que se encuentra en las áridas tierras bajas, lejos del océano, cuyas hojas están finamente divididas. *S. stewartii* es un arbusto o árbol pequeño, con hojas no divididas, que también crece en las áridas tierras bajas.

ped o los animales de pastoreo cortan las plantas más altas y dejan intactas las más cortas. Bajo semejante presión, la población evoluciona rápidamente hasta convertirse en una población constituida solamente por plantas compactas.

La evolución también puede ser rápida durante las **radiaciones adaptativas**, que tienen lugar cuando una especie se traslada a un medio anteriormente desocupado, como una isla, o a un medio ocupado, pero que aún ofrece muchas posibilidades para el éxito de la especie. A menudo, varias especies nuevas evolucionarán rápidamente a partir de la especie colonizadora original. Por ejemplo, hace unos 500 millones de años, cuando las algas verdes comenzaron a producir formas que podían sobrevivir fuera del agua, evolucionaron hasta convertirse en numerosos tipos de plantas terrestres primitivas. La evolución fue rápida porque en la tierra no existían plantas, por lo que había un gran abanico de oportunidades medioambientales disponibles. El cuadro *Evolución* de esta página describe la radiación adaptativa de un género de planta en las Galápagos.

## En la coevolución, dos especies evolucionan en respuesta mutua

Es posible cortar el césped y no matar la planta porque las cuchillas del cortacésped no dañan el meristemo de las gramíneas, situado en la parte inferior de las hojas. Desde

un punto de vista evolutivo, los herbívoros nos permitieron tener césped: mediante el acto de pacer, han seleccionado las plantas de tallo corto con meristemos por debajo de su alcance. El pasto y los herbívoros han *coevolucionado.* Los tallos de la hierba se han hecho más cortos a medida que los animales de ramoneo, que comían toda clase de plantas, evolucionaron hasta convertirse en herbívoros, que se alimentan sólo de pasto. La coevolución continúa, ya que algunas hierbas producen compuestos con un sabor desagradable que disgusta a los animales, y algunos de ellos utilizan sus pezuñas para sacar de raíz los sabrosos meristemos y las raíces de las gramíneas.

La coevolución también puede tener un lado cooperativo. Muchas plantas con flores dependen de insectos, aves y murciélagos para transportar el polen de un planta a otra para la polinización cruzada, que incrementa la valiosa variación fenotípica. Las plantas con flores desarrollaron varios tipos de innovaciones que atraen a polinizadores efectivos. Por ejemplo, muchas flores producen un néctar azucarado que sirve como alimento para animales como las abejas, que lo convierten en miel. La forma de muchas flores se vio modificada por la evolución para adaptarse a determinados polinizadores, los cuales a su vez modificaron su forma para adaptarse a determinadas plantas. La fotografía que abre este capítulo (página 365) es un ejemplo de este tipo de coevolución. Tanto la planta como el animal (el colibrí) se ven beneficiados. La planta gana un polinizador exclusivo, que lo buscará. El animal gana una fuente de alimento que no tiene que compartir con competidores de otras especies.

Las plantas con flores también han coevolucionado con los animales en lo que respecta a la dispersión de las semillas. Los animales que comen los frutos y las semillas sirven en sí como efectivos agentes dispersores, siempre que las semillas sobrevivan. Los frutos suelen tener un sabor bastante amargo hasta que las semillas están maduras, momento en el que los frutos también maduran y adquieren un sabor dulce. Muchos frutos, como las uvas, poseen semillas que pueden atravesar el sistema digestivo de un animal y seguir intactas. Algunas, como las ciruelas, contienen compuestos que aceleran el paso a través del sistema digestivo. De hecho, las semillas de algunas plantas precisan un medio ácido, como el existente en el estómago de un animal, para debilitar la testa de la semilla lo suficiente como para que la germinación pueda tener lugar. Los tomates y algunos otros frutos poseen semillas pegajosas que se adhieren al pelaje o al plumaje de un animal, ayudando así a la dispersión.

### Repaso de la sección

**1. ¿Qué cinco condiciones deben darse para que una población alcance el equilibrio Hardy-Weinberg?**
**2. Define la selección natural.**
**3. Cita cuatro fuentes de variación genética.**
**4. Aporta algunos ejemplos de recursos que puedan estar restringidos y, por tanto, causen competencia entre vegetales.**

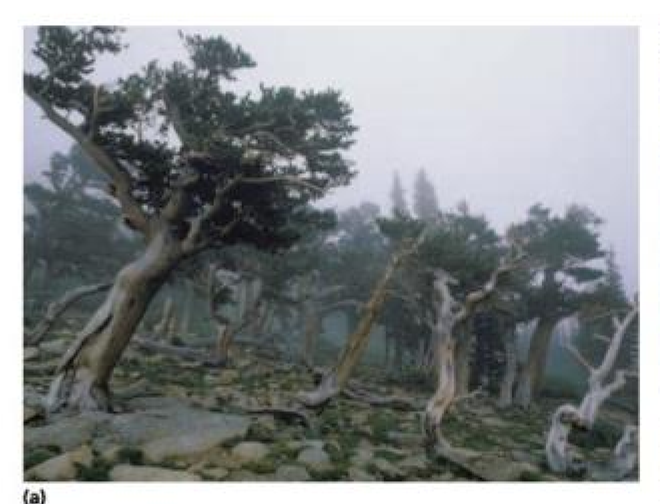
# El origen de las especies

Cuando una población de organismos que pueden cruzarse entre sí se divide en dos poblaciones, cada población derivada puede estar sujeta a distintas fuerzas de selección natural y evolucionar de diferente manera. Con el tiempo, las dos poblaciones pueden dejar de parecerse lo suficiente como para ser consideradas especies distintas.

## Una especie biológica es una población de organismos que posee la capacidad potencial de engendrar entre ellos nuevos miembros

La mayoría de los botánicos de hoy en día definen una especie *biológica* como una población natural cuyos organismos se cruzan entre sí o pueden, *potencialmente*, cruzarse entre sí, pero no con otras poblaciones. Se dice que dichas poblaciones están aisladas reproductivamente y que no existe flujo de genes entre ellas. En resumen, según esta definición, una especie es una unidad evolutiva independiente.

Todas las personas saben que un cocotero es diferente a una secuoya gigante. Las dos plantas tienen un aspecto muy distinto y no se cruzan entre sí, por lo que es obvio que se trata de dos especies diferentes de acuerdo con la definición anterior. Pero, con plantas estrechamente emparentadas, es más difícil definir el término *especie*. Por ejemplo, ¿qué ocurre con distintos tipos de pinos? Los pinos pertenecen al género *Pinus*, que contiene más de 90 especies. El pino de *Great Basin* o pino erizo (*Pinus longaeva*) y el pino de hoja larga o pino abeto (*P. palustris*) son especies *morfológicas* independientes porque presentan un aspecto distinto. También son especies alopátricas o geográficas independientes porque sus rangos geográficos son distintos (Figura 15.14). En la naturaleza no se cruzan entre sí debido a que sus rangos no se solapan, ¿pero qué ocurriría si crecieran en un mismo lugar?



(a)



(b)

**Figura 15.14.** **Dos especies de pinos de Norteamérica aisladas geográficamente.**
(a) El pino de *Great Basin* o pino erizo (*Pinus longaeva*) crece en el oeste, y (b) el pino de hoja larga o pino abeto (*Pinus palustris*) en el este. Separados por la distancia, los pinos han evolucionado hasta convertirse en especies diferentes.

En realidad, no podemos saber si dos poblaciones de plantas están aisladas reproductivamente sin trasladarlas a un lugar común para comprobarlo. Al hacer esto, puede que descubramos que no se cruzan. El resultado indicaría que estamos tratando con dos especies *biológicas* en vez de con una. Por otro lado, podemos llegar al resultado contrario. Por ejemplo, *Platanus occidentalis*, originario de Norteamérica, y *Platanus orientalis*, originario de Asia, son dos especies de plátano que no se cruzan entre sí en la naturaleza. Sin embargo, cuando *P. occidentalis* y *P. orientalis* se cultivan juntos, las dos plantas suelen cruzarse con bastante facilidad, produciendo un híbrido fértil (*Platanus × hybrida*) llamado plátano de sombra. En este caso, su aislamiento reproductivo es simplemente geográfico y no tiene una base bioquímica o genética. De acuerdo con la definición propuesta anteriormente, *P. occidentalis* y *P. orientalis* serían considerados una única especie *biológica* si vivieran en la misma región.

El aislamiento reproductivo es más un grado que un estado absoluto. Los genetistas de poblaciones expresan el grado de aislamiento reproductivo en términos del flujo de genes. Entre las poblaciones completamente aisladas reproductivamente no existe flujo de genes, como, por ejemplo, entre los cocoteros y las secuoyas. En contrapartida, las poblaciones que sólo se cruzan ocasionalmente están en parte aisladas reproductivamente, y hay una pequeña cantidad de flujo de genes entre ellos. Por ejemplo, entre dos especies de girasoles, *Helianthus annuus* y *H. petiolaris*, que se localizan al oeste de Estados Unidos, tienen lugar algunos cruzamientos que pueden resultar en un híbrido genéticamente estable, *Helianthus anomalus*. En algunas regiones, las tres especies están separadas parcialmente por alturas. Por ejemplo, en el Estado de Utah, *H. annuus* crece entre los 1.060 y los 2.280 metros de altura, *H. petiolaris* entre los 970 y los 1.670 metros, y *H. anomalus* entre los 1.060 y los 1.940 metros.

Incluso las especies que crecen en una misma zona pueden estar aisladas reproductivamente en parte, dado que ocupan distintos microhábitat. Las variaciones en las precipitaciones, la temperatura, las condiciones del suelo y otros factores ambientales crean un amplio rango de microhábitat. Un ejemplo de aislamiento de microhábitat se puede observar en cuatro especies de arces que se encuentran en la zona oriental de Estados Unidos: el arce rojo (*Acer rubrum*), el arce plateado (*A. saccharinum*), el arce negro (*A. nigrum*) y el arce del sirope (*A. saccharum*). Estas especies tienen áreas que se solapan (Figura 15.15), pero cada especie se localiza por lo general en un microhábitat distinto. El arce rojo se adapta tanto a suelos húmedos y pantanosos como secos y poco desarrollados. El arce plateado crece adecuadamente en los suelos húmedos y bien drenados de las cuencas de los ríos. El arce negro y el arce del sirope suelen crecer juntos, pero el arce negro tiende a crecer en suelos más secos y más drenados con un alto nivel de calcio, mientras que el arce del sirope crece mejor en suelos algo más ácidos. Aunque las cuatro especies pueden cruzarse entre sí, sus diferencias de microhábitat tienden a mantener a cada especie aislada reproductivamente del resto.

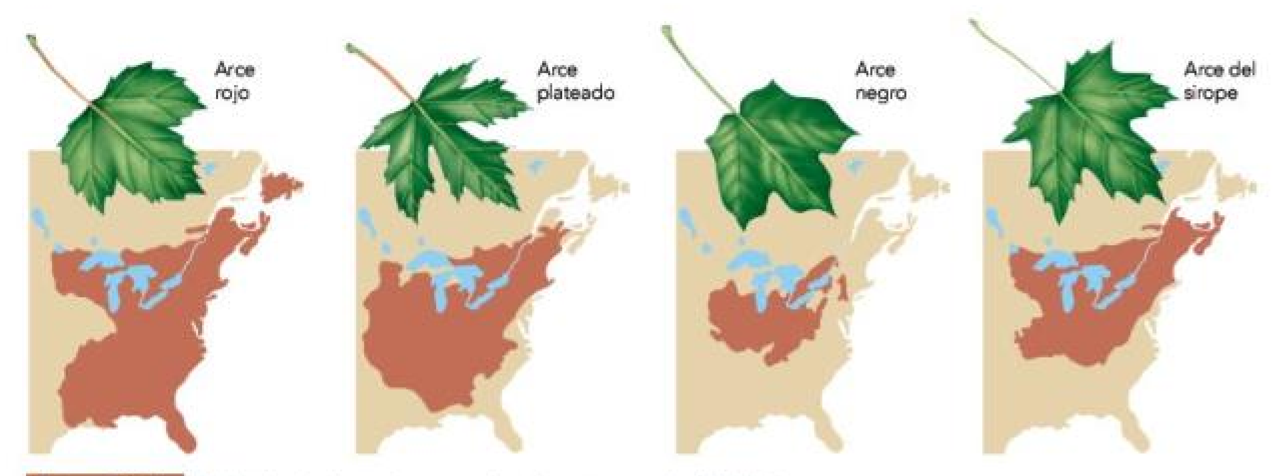



**Figura 15.15.** **Aislamiento de cuatro especies de arce en microhábitat.**
El arce rojo (*Acer rubrum*), el arce plateado (*A. saccharinum*), el arce negro (*A. nigrum*) y el arce del sirope (*A. saccharum*) tienen rangos que se solapan. Sin embargo, las especies ocupan microhábitat distintos dentro de sus áreas.

## Tanto la selección natural como el aislamiento geográfico conducen a la especiación

El archipiélago de las Islas Galápagos está formado por 13 islas volcánicas principales y otras muchas menores, situadas a unos 950 kilómetros al oeste de Ecuador en el Océano Pacífico. En un principio, no había vida en las islas. Los organismos migraron a cada isla desde el continente o desde otras islas. Darwin visitó las Galápagos en 1835 y observó que, entre una isla y otra, las especies de animales y plantas poseían fenotipos diferentes, aunque las islas estuvieran muy cercanas. También advirtió, como más tarde le ocurriría a Wallace en Malasia e Indonesia, que las condiciones ambientales diferían mucho de una isla a otra. Por ejemplo, algunas islas estaban expuestas al viento y a la lluvia que traían los frentes climáticos, mientras que otras no. Algunas islas estaban más expuestas a la acción de las olas y las salpicaduras salinas que otras. Algunas estaban dominadas por enormes conos volcánicos, mientras que otras carecían de zonas montañosas.

Como diferentes fenotipos resultaban favorecidos en diferentes ambientes, Darwin creyó que la variación fenotípica se apoyaba en la selección natural para originar las diferencias que observó entre poblaciones de una misma especie en islas distintas. En resumen, Darwin propuso que la variación medioambiental en un área facilita la selección natural necesaria para aislar las poblaciones reproductivamente, lo que por ende dará lugar a una especiación, es decir, la formación de nuevas especies.

El punto de vista dominante sobre la especiación en el siglo XX fue articulado en 1942 por Ernst Mayr de Universidad de Harvard. Mayr propuso que los acontecimientos geológicos, como la formación de montañas y la expansión de los océanos conforme a la separación de los continentes, aíslan a poblaciones de una sola especie. Más adelante, las poblaciones aisladas geográficamente divergen genéticamente de forma gradual por la acumulación de mutaciones aleatorias o por la selección natural. Con el tiempo, se vuelven lo suficientemente distintas como para permanecer aisladas reproductivamente, incluso si la acción humana o los acontecimientos geológicos posteriores las vuelven a unir.

Hoy en día, no hay duda de que la visión de Darwin y Mayr era correcta. El aislamiento reproductivo y la consecuente especiación pueden deberse a diferencias ambientales dentro de una zona determinada o a un aislamiento geográfico. En ambos casos, las poblaciones o las partes de una población deben estar separadas en algún sentido. Si la separación puede distinguirse en un mapa, se dice que las poblaciones son **alopátricas**. De manera alternativa, las poblaciones pueden ser **simpátricas** y tener rangos que se solapen. Como mencionamos anteriormente, las poblaciones simpátricas pueden de hecho estar aisladas de manera efectiva si tienen preferencias de microhábitat diferentes.

Las cordilleras montañosas pueden ser causa de especiación tanto geográfica como medioambiental por dos motivos. En primer lugar, los lados opuestos de las cadenas montañosas suelen recibir distintas cantidades de pre-

cipitaciones. Por ejemplo, en los estados norteamericanos de Oregón y Washington, el aire del Océano Pacífico pierde humedad en forma de lluvia y nieve, que cae en las laderas occidentales de la cordillera de *Cascades*. Las laderas orientales, en la denominada zona de *sombra de lluvia*, reciben considerablemente menos precipitaciones. Las plantas de las laderas occidentales más húmedas suelen tener fenotipos bastante diferentes a los de las laderas orientales más secas. En segundo lugar, dependiendo de la altitud de las montañas, existen diferencias en la duración y el rigor de las estaciones, la cantidad de nieve y lluvia, y la frecuencia y la fuerza del viento. Las plantas que crecen a distintas altitudes suelen poseer fenotipos diferentes. En el ejemplo ilustrado en la Figura 15.16, las milenramas, plantas del género *Achillea* que crecen en Sierra Nevada, California, suelen ser más pequeñas cuanto mayor sea la altitud. El cambio en la altura de las plantas dependiendo de la altitud es un ejemplo del patrón conocido como **variación clinal**, una variación en el fenotipo que se produce al mismo tiempo que una variación en el medio. Al poner las milenramas recolectadas en diferentes altitudes a crecer en un jardín, mantuvieron las diferencias de tamaño, lo que sugiere que el tamaño está controlado genéticamente. Ambos ejemplos muestran que las montañas crean diferentes medios, que influyen en la selección de distintas maneras.

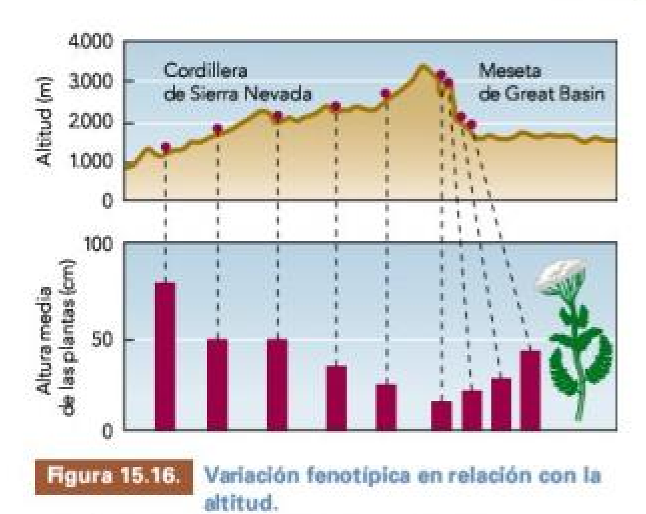



**Figura 15.16.** Variación fenotípica en relación con la altitud.

La milenrama (*Achillea*) crece a distintas altitudes en Sierra Nevada. Las plantas que crecen a altitudes más bajas suelen ser de mayor altura que las plantas que crecen a mayores altitudes.

## El aislamiento reproductivo puede ser prezigótico o postzigótico

Entre dos poblaciones puede haber distintos tipos y grados de aislamiento reproductivo. En el *aislamiento prezigótico*, la célula espermática de una población no fecunda las ovocélulas de la otra, por lo que no se produce ningún zigoto. En los vegetales, el aislamiento prezigótico puede deberse a un fallo en la polinización. Aunque el polen puede recorrer grandes distancias gracias al viento o a los animales, cuanto más alejadas estén dos poblaciones, menos probable será que el polen vivo viaje de una población a otra. Incluso dentro de un área pequeña, puede que la polinización no tenga lugar si una población abre sus flores por la mañana mientras que la otra abre las suyas al atardecer. De manera alternativa, una población puede florecer en junio mientras que la otra espera hasta agosto, o una puede ser polinizada por insectos mientras que la otra depende de aves. Las cuatro especies de arce que comentamos anteriormente están aisladas prezigóticamente porque ocupan diferentes hábitat dentro de sus rangos geográficos que se solapan.

Incluso cuando se produce polinización, dos poblaciones de plantas pueden aislarse prezigóticamente si el polen no crece con éxito y completa la fecundación. El polen se deposita en el estigma de la flor, donde ha de germinar, y el tubo polínico debe crecer a través del estilo hasta el ovario, donde se localiza la ovocélula. Los granos de polen germinan como respuesta a concentraciones específicas de hormonas, iones como calcio, azúcares, y otros compuestos. Si el estigma no provee el medio bioquímico correcto, la germinación del polen fracasará. Existen varios genes de incompatibilidad del polen que controlan el medio bioquímico del estigma (*véase* el Capítulo 12). El polen de otras especies tiene menos probabilidades de germinar, ya que el medio bioquímico del estigma ha de coincidir con las necesidades de germinación del polen. Esto es importante porque el polen de muchas especies puede depositarse en el estigma, y el estilo estaría lleno de tubos polínicos si cada grano de polen germinara.

*El aislamiento postzigótico* significa que se produce fecundación, cuyo resultado es la formación de un zigoto, pero el zigoto o el embrión no sobrevive o la planta adulta es estéril. El embrión puede morir porque el endosperma, un tejido de almacenamiento que nutre la semilla en crecimiento, no consigue desarrollarse. El aislamiento postzigótico en las plantas adultas suele deberse a problemas relacionados con la formación de tétradas en la meiosis (*véase* el Capítulo 6). Cuando los cromosomas homólogos no se aparean correctamente para formar tétradas, los cromosomas hijos se distribuyen de forma irregular,



**Figura 15.17.** Espartina común (*Spartina anglica*), un alopoliploide.

dando lugar a células espermáticas y ovocélulas carentes de un complemento cromosómico íntegro. En consecuencia, dichos adultos suelen ser estériles. En el Capítulo 14 estudiamos el triticale como ejemplo de esterilidad de un híbrido, el cual es producto de un cruzamiento entre trigo y centeno.

## El aislamiento reproductivo en poblaciones simpátricas puede producirse por poliploidía

Como ya estudiamos en el Capítulo 13, la *poliploidía* se refiere a las células que contienen más de dos juegos de cromosomas completos. La poliploidía es común en el reino vegetal. Más del 50% de las plantas con flores son poliploides, incluido el 80% de las especies de la familia de las gramíneas. En la naturaleza, la poliploidía suele ser el resultado del cruzamiento de dos especies diferentes, en cuyo caso se la conoce como **alopoliploidía**. Como recoge el párrafo anterior, los híbridos interespecíficos son normalmente estériles porque sus cromosomas no pueden aparearse durante la meiosis. Sin embargo, en algunos híbridos puede darse una duplicación espontánea de los cromosomas tras la fecundación. Las plantas resultantes son ya fértiles porque puede producirse apareamiento meiótico.

Un ejemplo de alopoliploidía son las gramíneas de las marismas saladas del género *Spartina*. En el siglo XIX, el cruzamiento entre *S. maritima* ($2n = 60$) y *S. alterniflora* ($2n = 62$) produjo un híbrido estéril ($2n = 62$). Alrededor de 1890, había tenido lugar una duplicación espontánea de los cromosomas en el híbrido, lo que dio origen a una nueva especie, *S. anglica* ($2n = 122$; aparentemente, un par de cromosomas se perdió en el proceso). También conocida como espartina común, *S. anglica* es fértil y se ha convertido en una plaga muy notoria en las marismas saladas de las costas de Inglaterra y el noroeste de Francia (Figura 15.17). Al ser poliploide, se encuentra aislada reproductivamente de ambas especies parentales.

Los híbridos interespecíficos e incluso los intergenéricos pueden formar grandes poblaciones sin duplicar sus cromosomas si se reproducen asexualmente. Por ejemplo, la poa de los prados (*Poa pratensis*) se hibrida libremente con otras gramíneas, generando una gran variedad de híbridos. Los híbridos se reproducen por apomixis, en la que células diploides producidas asexualmente dan origen a semillas (*véase* el Capítulo 6).

## Repaso de la sección

1. **Define especie biológica.**
2. **Distingue entre población alopátrica y población simpátrica.**
3. **¿Cómo puede la duplicación del número de cromosomas dar lugar a la especiación?**
4. **Distingue entre el aislamiento prezigótico y el postzigótico. Cita las maneras en las que puede ocurrir cada uno.**




# RESUMEN

## Historia de la evolución en la Tierra

**Los fósiles y la datación molecular informan sobre la evolución (págs. 367-369)**
Los fósiles, como las compresiones o las permineralizaciones, suministran información sobre cómo han cambiado las formas de vida a lo largo del tiempo. La datación radiométrica, que mide la descomposición de los isótopos en los fósiles o en las rocas que los rodean, puede determinar con precisión la edad de los fósiles. La datación molecular compara la estructura del ADN, del ARN y de las proteínas de distintos organismos para calcular cuánto tiempo ha transcurrido desde que compartían un antepasado común.

**La Biogeografía, Anatomía, Embriología y Fisiología nos proporcionan un mayor testimonio adicional de la evolución (pág. 369-370)**
La Biogeografía, el estudio del lugar donde existen especies particulares de organismos, revela cómo la distribución de los organismos ha cambiado con el paso del tiempo. La Anatomía Comparativa, la Embriología y la Fisiología aportan pruebas de la relación existente entre distintos grupos de organismos.

**La quimiosíntesis pudo haber sido el primer acontecimiento en el origen de la vida sobre la Tierra (págs. 370-371)**
Los compuestos orgánicos pueden formarse espontáneamente a partir de precursores inorgánicos similares a los que se cree que estuvieron presentes en la Tierra antes de que apareciera la vida. Algunos de estos compuestos pueden reaccionar para formar polímeros, algunos de los cuales pueden agregarse de forma espontánea para formar protobiontes, parecidos a las células.

**Los procariotas fueron la forma de vida predominante durante más de mil millones de años (pág. 371)**
Los fósiles más antiguos fueron formados hace 3.500 millones de años por procariotas primitivos. La fotosíntesis comenzó en los procariotas y provocó un aumento en la concentración de oxígeno en la atmósfera hace unos 2.700 millones de años. Los primeros eucariotas fotosintéticos aparecieron hace al menos entre 2.100 y 2.200 millones de años.

**La tectónica de placas y los ciclos celestes han definido la evolución en la Tierra (págs. 371-374)**
El movimiento de las placas tectónicas es el responsable de la deriva continental, que ha influido en la distribución de las plantas y los animales a lo largo del tiempo. Los cambios cíclicos en la orientación de la Tierra y en la distancia del Sol afectan a las estaciones y hacen que se alternen períodos cálidos con periodos fríos, como las glaciaciones.

**La extinción es un factor más de la vida en la Tierra (págs. 374-375)**
La mayoría de las especies que han existido en la Tierra ya se han extinguido. Las extinciones pueden deberse a acontecimientos catastróficos, cambios graduales en el medio ambiente y a la competencia entre especies.

## Mecanismos evolutivos

**La evolución es un cambio en la frecuencia de los alelos de una población a través del tiempo (págs. 376-377)**
Una población puede estar incluida en el equilibrio Hardy-Weinberg si cumple cinco condiciones: que el tamaño de la población sea grande, que no se produzcan mutaciones, que los individuos no inmigren a la población ni emigren de ella, que el apareamiento sea aleatorio y que no se produzca selección natural. Si cualquiera de estas condiciones no se cumple, la frecuencia de alelos de la población cambiará y la población evolucionará.

**La mayor parte de los organismos posee el potencial de producir un exceso de descendientes (pág. 378)**
La mayoría de los organismos tiene la capacidad de producir más descendencia de la que puede sobrevivir y reproducirse. Sin embargo, el tamaño de las poblaciones se ve restringido, en parte, porque los recursos son limitados.

**Los individuos de una misma población presentan numerosas diferencias fenotípicas (pág. 378-379)**
Los individuos de la mayoría de las poblaciones que se dan en la naturaleza son distintos fenotípicamente, debido sobre todo a las diferencias en el genotipo. Las diferencias genotípicas pueden surgir por mutación, recombinación, recombinación cruzada y por los efectos de los transposones.

**Algunos rasgos confieren una ventaja adaptativa (pág. 379)**
Los rasgos particulares son más comunes en una población porque otorgan una mayor adaptación. Por ejemplo, las hojas largas no divididas son típicas de las plantas que tienen que adaptarse a determinados medios, mientras que las hojas lobuladas muy divididas son las adecuadas en otros medios.

**La selección natural favorece a los individuos con los fenotipos mejor adaptados (págs. 379-382)**
Los individuos mejor adaptados a su entorno tienen más probabilidades de sobrevivir y reproducirse. Cuando los recursos están restringidos, la competencia conduce a la selección del fenotipo mejor adaptado. La selección natural puede ser estabilizadora, direccional o disruptiva, según su efecto en la frecuencia de los fenotipos de una población.

**La evolución puede producirse de forma rápida (págs. 382-383)**
De acuerdo con el modelo de equilibrio puntuado, entre los períodos largos en los que se dan pocos cambios evolutivos o ninguno tienen lugar períodos cortos con cambios rápidos. La evo-

lución puede ser rápida durante las radiaciones adaptativas de las especies en nuevos medios.

**En la coevolución, dos especies evolucionan en respuesta mutua (págs. 383-384)**
La evolución mutua de las gramíneas y los herbívoros, y de las plantas con flores y los polinizadores son ejemplos de la coevolución.

## El origen de las especies

**Una especie biológica es una población de organismos que posee la capacidad potencial de engendrar entre ellos nuevos miembros (págs. 384-385)**
Los individuos de una especie biológica tienen la capacidad potencial de cruzarse con otros organismos de la misma especie, pero están aislados reproductivamente de otras especies.

**Tanto la selección natural como el aislamiento geográfico conducen a la especiación (pág. 386-387)**
El aislamiento reproductivo y la especiación pueden deberse a diferencias ambientales dentro de un área o a un aislamiento geográfico. Las cadenas montañosas son un ejemplo de ambas causas para la especiación.

**El aislamiento reproductivo puede ser prezigótico o postzigótico (págs. 387-388)**
En el aislamiento prezigótico, no se produce polinización, o el polen no crece de manera apropiada para dar lugar a la fecundación. En el aislamiento postzigótico sí hay fecundación, pero el zigoto o embrión no sobrevive, o la planta adulta es estéril.

**El aislamiento reproductivo en poblaciones simpátricas puede producirse por poliploidía (pág. 388)**
La alopoliploidía tiene lugar cuando se duplican espontáneamente los cromosomas de un híbrido interespecífico. Los individuos resultantes son fértiles.

## Cuestiones de repaso

1. Define *evolución* en términos generales y en términos de la Genética de Poblaciones.
2. ¿Cuál es la diferencia entre impresiones y permineralizaciones?
3. Compara la atmósfera primitiva y la atmósfera actual de la Tierra.
4. ¿Qué son los estromatolitos? ¿Por qué son importantes?
5. ¿Por qué se mueven los continentes?
6. ¿Qué ocasiona las estaciones?
7. ¿Qué le pasará a una población si *no* cumple cualquiera de las condiciones del equilibrio Hardy-Weinberg?
8. De las cuatro fuentes de variación genética, ¿cuál es la fuente principal?
9. ¿Quién fue Thomas Malthus?
10. ¿De qué manera difiere la forma de las hojas de los vegetales de una selva tropical de la de las hojas de los vegetales de zonas templadas?
11. Define *anagénesis*.
12. ¿Qué es el equilibrio puntuado?
13. Define el término *radiación adaptativa*.
14. ¿De qué manera coevolucionan las plantas y los insectos?
15. ¿Cómo podrías saber si ejemplares similares de arce en los estados norteamericanos de California y Maine son realmente especies diferentes?
16. De acuerdo con Ernst Mayr, ¿qué origina la especiación?
17. ¿Qué es la alopoliploidía?

## Cuestiones para reflexionar y debatir

1. Imagina que alguien produce un protobionte que absorbe moléculas de su medio, las convierte en membranas y se divide cuando es lo suficientemente grande como para poder desmoronarse. ¿Sería correcto afirmar que este protobionte está vivo?
2. ¿Cómo simularías una radiación adaptativa de plantas en un laboratorio o en un experimento de campo?
3. Defiende o rebate la idea de que la competencia por los recursos entre las plantas es más «cordial» que la competencia entre los animales.
4. Organiza un experimento con plantas en un laboratorio para probar la teoría de Darwin. ¿Cómo impondrías la selección natural a las plantas?
5. Algunos filósofos han afirmado que la teoría de Darwin es una definición en lugar de una teoría. Por ejemplo, la frase «Un soltero es un hombre que no está casado» no es una teoría. En el caso de la selección natural, la definición sería: «Las especies más aptas son las que sobreviven». La supervivencia del más apto, ¿es una definición o una teoría demostrable? Defiende tu postura.
6. En el desierto, se puede observar que las plantas de ajenjo están separadas de manera uniforme. ¿Qué podría motivar este espaciado, y de qué manera puede ser una ventaja adaptativa para la planta?
7. Al realizar un estudio de una población de plantas, descubres las siguientes frecuencias del color de las flores: 10% amarillo pálido, 20% amarillo medio, 40% amarillo oscuro, 20% naranja pálido y 10% naranja. Dibuja un gráfico de estas frecuencias. A continuación, dibuja un gráfico que represente la frecuencia del color de las flores tras la introducción en la población de un herbívoro que se alimenta, fundamentalmente, de plantas con flores de color amarillo oscuro y, en menor medida, de flores de color amarillo medio, pero en ningún caso de las flores de las otras tres clases.

## Conexión evolutiva

La Era del Mesozoico fue la edad de los dinosaurios y de las plantas denominadas cícadas (*véase* el Capítulo 22), cuyas hojas eran resistentes y afiladas, al igual que las de sus sucesores hoy en día. Las cícadas disminuyeron en abundancia a finales del Mesozoico. A principios de la misma Era, las cícadas coexistían con helechos de hojas suaves. Los dinosaurios propios de este período poseían dientes relativamente suaves y nada afilados. ¿Qué efecto crees que tuvieron estos dinosaurios en la abundancia relativa de las cícadas y los helechos durante el inicio de la Era Mesozoica? ¿Puede haber derivado en una coevolución entre las poblaciones de dinosaurios y plantas? Razona tu respuesta.

## Para saber más


Darwin, Charles. *El origen de las especies*. Madrid: Alianza Editorial, S. A., 2003. El libro de Darwin es muy minucioso e interesante.

Gould, Stephen J. *The Structure of Evolutionary Theory*. Cambridge: Harvard University Press, 2002. Aunque se trata de una lectura difícil y compleja, este libro es la exposición más completa de la teoría de Darwin desde el libro original del autor.

Gould, Stephen J. *The Hedgehog, the Fox, and the Magister's Pox: Ending the False War Between Science and the Humanities*. Nueva York: Harmony Books, 2003. Los libros de Gould son una lectura fantástica y contienen gran cantidad de información sobre la ciencia, desde una perspectiva evolutiva.

Graur, Dan y Wen-Hsiung Li. *Fundamentals of Molecular Evolution*. Sunderland, MA: Sinauer Associates, 2000. Este libro describe todas las facetas de la evolución molecular recurriendo a numerosos ejemplos y explicaciones, tanto matemáticas como intuitivas.

Stone, Irving y Jean Stone. *The Origin: A Biographical Novel of Charles Darwin*. Nueva York: Doubleday, 1980. Esta excelente y apasionante novela histórica está descatalogada, pero puede encontrarse en librerías y de segunda mano.

Zimmer, Carl. *Evolution: The Triumph of an Idea*. Nueva York: Harper Collins, 2001. Este libro, muy bien escrito y de preciosas ilustraciones, acompaña a una serie televisiva épica, de la cadena pública estadounidense PBS, que narra con detalle todos los aspectos de la teoría evolutiva.

16

# Clasificación



Miembros del género *Capsicum* (pimientos).

## Clasificación predarwiniana

La clasificación de organismos data de la antigüedad

Linneo estableció las bases de la nomenclatura moderna de las especies

## Clasificación y evolución

Los sistemáticos utilizan un repertorio de caracteres para clasificar los organismos

Los datos moleculares desempeñan un papel substancial en la clasificación filogenética

Los organismos están clasificados en una jerarquía

Los sistemáticos establecen hipótesis acerca de las relaciones evolutivas

Los cladogramas son diagramas ramificados que muestran las relaciones evolutivas

Los sistemáticos no suelen ponerse de acuerdo acerca de cómo clasificar los organismos

## Principales grupos de organismos

Los sistemáticos han revisado el número de reinos

Los datos moleculares han servido para identificar unos «súper-reinos», llamados dominios

El dominio Archaea y el dominio Bacteria son dos grupos de procariotas muy diferentes

El dominio Eukarya comprende protistas, animales, hongos y plantas

## El futuro de la clasificación

Hay nuevas especies que esperan ser descubiertas

Los sistemáticos investigan la especiación activa

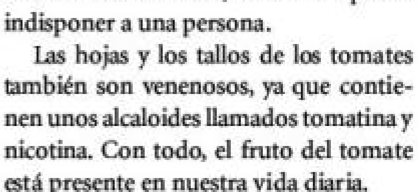
Los datos moleculares continuarán facilitándonos un mejor entendimiento de la evolución

La clasificación de los organismos posee beneficios prácticos

Echemos un vistazo a las cuatro plantas que aparecen en esta página. Seguramente trataríamos de evitar la planta conocida por los nombres comunes de estramonio, datura, higuera loca, higuera del infierno, berenjena del diablo o flor de la trompeta. Contiene varios compuestos químicos alcaloides muy tóxicos: atropina, escopolamina e hiosciamina. Todas sus partes son venenosas, en especial las semillas. Sólo en Estados Unidos se informa cada año de cientos de casos de envenenamiento con estramonio, la mayoría relacionados con el uso de la planta como una droga alucinógena. Los síntomas incluyen aumento de la temperatura, habla incoherente, falta de coordinación muscular y pulso acelerado. Una dosis elevada puede causar ictus apopléjicos y ataques cardíacos.


Estramonio

Cada parte de la patata común es también venenosa, salvo los extremos hinchados de los tallos subterráneos. La patata es fuente de uno de los alimentos más importantes del planeta. Este vegetal contiene un alto número de alcaloides, incluido uno venenoso denominado solanina, localizado en las hojas de la patata y en la piel de las patatas verdes. Aunque no llega a ser tan tóxica como los alcaloides del estramonio, la solanina puede indisponer a una persona.



Patata común

Las hojas y los tallos de los tomates también son venenosos, ya que contienen unos alcaloides llamados tomatina y nicotina. Con todo, el fruto del tomate está presente en nuestra vida diaria.

Es mejor pensárselo dos veces antes de morder el fruto del habanero, ya que nos puede devolver el mordisco. El habanero es uno de los chiles más picantes, mucho más picante que el jalapeño, y cuenta con la bendición de los entusiastas de las salsas picantes. Los pimientos contienen unos alcaloides picantes que se llaman capsaicinas.

Evidentemente, existen importantes diferencias entre el estramonio, la patata, el tomate y el chile habanero, al menos en su uso por parte del ser humano y en su efecto sobre él. Por ello, puede que en un principio nos resulte sorprendente saber que los botánicos consideran que estas cuatro plantas con flores, al igual que el tabaco, la berenjena y las petunias, entre otros, están emparentadas. Estas plantas están clasificadas como miembros de una misma familia, conocida con el nombre científico de Solanaceae. Los miembros de la familia de las Solanáceas poseen estructuras similares de hojas, flores y frutos, y contienen determinados compuestos químicos tóxicos. No en vano, cuando en el siglo XVI la planta del tomate llegó por primera vez a Europa procedente de Sudamérica, muchos pensaron que su fruto era venenoso. Después de todo, las flores de esta planta presentan una estructura parecida a la de las flores de la belladona, un vegetal venenoso muy conocido por los europeos. Como habremos adivinado, la belladona es el nombre común de otro miembro de la familia de las Solanáceas.


Tomate

En lugar de distinguir las plantas y otros organismos según sus usos por parte del hombre, los científicos los clasifican en grupos de acuerdo con sus caracteres, los rasgos heredados que se pueden observar o medir. Dos razones hacen que sea importante la existencia de un sistema científico para denominar y clasificar los organismos. El hecho de otorgar a un organismo un mismo nombre científico mundial elimina la confusión generada porque un mismo organismo tenga un nombre común diferente, o que distintos organismos compartan el mismo nombre común en diferentes lugares. Por ejemplo, tres especies diferentes de árboles pequeños, *Cercis canadensis* de Norteamérica, *Cercis chinensis* de China, y *Cercis siliquastrum* del Mediterráneo, se conocen por el mismo nombre común, árbol del amor. La especie mediterránea también se denomina árbol de Judas, que recibe este nombre por el apóstol que traicionó a Cristo, Judas Iscariote, de quien se dice se ahorcó en un árbol de esta especie. Además de evitar la confusión por los nombres comunes, un sistema de clasificación refleja las hipótesis de los científicos sobre las relaciones evolutivas entre organismos. Por ejemplo, se considera que todas las plantas de la familia Solanaceae están relacionados evolutivamente entre sí.

El estudio científico moderno de las relaciones evolutivas entre organismos se denomina Sistemática. Este estudio comprende la Taxonomía, que se encarga de la nomenclatura y clasificación de las especies (del griego *taktos*, «ordenado», y *onoma*, «nombre»). No obstante, la idea de que las especies evolucionan es relativamente nueva. Durante más de dos mil años, el ser humano asumió que los organismos no cambiaban. A medida que exploremos la ciencia de la clasificación, veremos cómo ha cambiado a lo largo de los años y cómo continúa viéndose afectada por nuevos descubrimientos.


Chile habanero

# Clasificación predarwiniana

El ser humano posee la gran capacidad de observar y hacer uso de su entorno. A lo largo de la historia, las personas han distinguido a menudo entre diversas plantas y animales según preocupaciones prácticas: este animal, ¿es o no peligroso? Esta planta, ¿es venenosa o comestible? ¿Qué plantas pueden emplearse como medicinas contra esta enfermedad? Preguntas como éstas han proporcionado el conocimiento de las características físicas de varios organismos, contribuyendo gradualmente al desarrollo de un sistema científico de clasificación. En primer lugar, estudiaremos los métodos de clasificación previos a Darwin y la teoría de la evolución.

## La clasificación de organismos data de la antigüedad

Los esfuerzos históricos por distinguir entre unos organismos y otros solían estar relacionados con el uso medicinal de los vegetales. Durante miles de años y en numerosas culturas, el conocimiento de las plantas medicinales se ha transmitido oralmente de generación en generación. Una de las primeras guías sobre plantas medicinales escritas aparece en Sumeria y data del año 2700 a. C. Una sobresaliente guía, recopilada por el erudito chino Li Shizhen (1518-1593), contenía más de 12.000 fórmulas en las que se utilizan 1.074 substancias vegetales. Shizhen clasificó las hierbas en 16 categorías y 62 subcategorías.

En Europa, fueron los griegos quienes comenzaron el proceso de nombrar y clasificar por escrito las plantas y a los animales. El filósofo Aristóteles (384-322 a. C.) creyó que había tipos fijos de plantas y animales que podían clasificarse conforme a la forma y función. Teofrasto (370-285 a. C.), discípulo de Aristóteles, clasificó más de quinientas plantas basándose en sus hábitos de crecimiento, identificándolas como hierbas, arbustos o árboles. Distinguió entre plantas con flores y plantas sin flores, y acertó en muchos aspectos de la estructura vegetal básica. Alrededor del año 70 d. C., el farmacéutico griego Dioscórides (40-90 d. C.) escribió *De Materia Medica*, obra que fue utilizada como referencia en el campo de las plantas medicinales hasta bien entrado el siglo XVII. Ibn Sina (980-1037 d. C.), erudito musulmán, escribió el *Canon de Medicina*, que también contenía información sobre plantas útiles. Este libro, basado en el conocimiento griego y musulmán, influyó enormemente durante siglos en la medicina europea.

En el siglo XV, con el desarrollo de la prensa escrita, comenzaron a aparecer descripciones de vegetales en libros impresos conocidos como herbarios. La mayoría de herbarios se centraban en el uso medicinal de las plantas, así como en la forma de identificar y recolectar aquellas más apropiadas. Muchos herbolarios[1] medievales y renacentistas creían en la teoría de las signaturas[2], que afirmaba que cada planta tenía una característica indicadora, o «señal», que sugería su uso medicinal. Por ejemplo, como la nuez tenía una forma parecida a la del cerebro, se consideraba útil para las indisposiciones de la cabeza. Se creía que la raíz de mandrágora, por su aspecto humano, era buena para toda la persona, y se solía recomendar como afrodisíaco o como cura para la esterilidad (Figura 16.1). En realidad, la mandrágora contiene alcaloides con fuertes propiedades narcóticas.

Aunque la teoría de las signaturas incontestablemente no era científica, los herbolarios contribuyeron a la clasificación científica. Realizaron precisas ilustraciones que fueron útiles para la identificación de los vegetales. Además, solían describir las plantas en latín, la lengua escrita por excelencia de los eruditos de toda Europa. En consecuencia, los científicos podían compartir fácilmente información sobre una determinada planta, incluso si ésta tenía nombres comunes diferentes según el idioma. Las descripciones en los herbarios favorecieron el proceso de nomenclatura de las plantas y su clasificación en grupos conforme a sus caracteres.

## Linneo estableció las bases de la nomenclatura moderna de las especies

A pesar de la cantidad de información recopilada en los herbarios, durante la Edad Media apenas se hicieron progresos en la clasificación científica. Más tarde, durante los siglos XV, XVI y XVII, comenzaron las expediciones de exploración europeas, movidas por el deseo de controlar las rutas marítimas hacia Asia después de que los turcos hubieran bloqueado el comercio por vía terrestre. Las nuevas rutas comerciales aumentaron el acceso de Europa a los productos asiáticos, incluidos productos vegetales tan valiosos como las especias y las medicinas. Al mismo tiempo, estas

[1] Se refiere a la profesión de herbolario, no al establecimiento.

[2] Esta teoría, origen de la Homeopatía actual, está relacionada con la creencia religiosa de que Dios colocaba tales signos o señales en las cosas, aunque también se relaciona con la Alquimia. Hubo conocidos filósofos y estudiosos vinculados a esta doctrina, como Paracelso, Oswaldus Crollius y Jakob Böhme.





**Figura 16.1.** **La teoría de las signaturas.**
De acuerdo esta doctrina, el parecido físico entre vegetales y humanos se consideraba una señal para descubrir el uso medicinal de cada vegetal. Para los observadores más imaginativos, las raíces secas de la mandrágora (*Mandragora officinarum*) parecían hombres o mujeres, por lo que se consideraban útiles para tratar afecciones, particularmente de tipo sexual, específicas de uno u otro sexo.

expediciones introdujeron en Europa muchas plantas y animales de América y África, lo que despertó un creciente interés por la clasificación científica. El taxónomo europeo más importante de la época fue el naturalista inglés John Ray (1627-1705), quien estableció la especie como base para la clasificación de los organismos. Ray utilizó un abanico de caracteres para describir cada especie. También averiguó la diferencia entre Monocotiledóneas y Dicotiledóneas, los dos tipos principales de plantas con flores.

El trabajo de Ray ayudó a establecer las bases para la contribución de Carl von Linné (1707-1778), un profesor de botánica y medicina sueco también conocido como Carolus Linnaeus (en latín). Se dice que Linneo es el «padre de la Taxonomía moderna» porque popularizó el sistema de nomenclatura científica de las especies que utilizamos en la actualidad.

Como el número de vegetales y animales descritos era cada vez mayor, eran necesarias largas listas de caracteres para distinguir cada especie. Las descripciones tradicionales enumeraban los caracteres de las especies, pero no dotaban a las especies de un nombre concreto. Por ejemplo, una descripción de un miembro del género *Physalis*, que consiste de unas 100 especies de hierbas pequeñas, se traducía como «Physalis, anual, muy ramificada, con ramas extremadamente angulosas y lampiñas y hojas con bordes dentados con forma aserrada». Asimismo, distintos taxónomos podían describir una misma especie de una manera un tanto diferente. Para facilitar una manera breve y consistente con la que referirse a cada especie, Linneo utilizó un nombre latino formado por dos partes. La primera parte identificaba el género, y la segunda parte solía ser un adjetivo. La nomenclatura de Linneo para la especie de *Physalis* recién descrita fue *Physalis angulata* («Physalis angulosa»). Algunos nombres comunes para esta especie son alquequenje amarillo. A Linneo le debemos incluso el nombre de nuestra propia especie, *Homo sapiens* («hombre sabio»). El nombre compuesto de dos partes para denominar a una especie sirvió como un ventajoso método de escritura abreviada, aunque cada especie seguía definiéndose por todos sus caracteres.

Linneo no fue el primero en utilizar nombres latinos de dos partes, pero sí fue el primero en aplicar dichos nombres de manera estable y extensiva a muchas especies. Ésta fue su mayor contribución a la ciencia de la Taxonomía: la creación de un riguroso sistema fácil de usar. En 1753, Linneo publicó la primera edición de su libro *Species Plantarum* («Especies de plantas»), en el cual identificaba más de siete mil especies, que se convirtió en una obra de gran influencia para muchos científicos, tanto de su tiempo como posteriores.

## EL FASCINANTE MUNDO DE LAS PLANTAS

# ¿Qué se esconde tras el nombre de una planta?

Siempre suele haber una historia interesante tras el nombre científico o el nombre común de una planta. Éstos son sólo algunos ejemplos.

La primera parte del nombre científico de la dedalera o digital, *Digitalis purpurea*, deriva de la palabra latina para «dedo», ya que las pequeñas flores parecen dedales. La planta es fuente de digitalina, una sustancia prescrita por los médicos para fortalecer el corazón y regular el ritmo cardíaco. El nombre común de la dedalera en inglés es *foxglove*, que significa «guante de zorro». Este nombre deriva de la leyenda de que las hadas entregaban estas flores a los zorros a modo de mocasines para que pudieran acercarse a sus presas sin hacer ruido.

El nombre científico de la nomeolvides, *Myosotis pulvinaris*, deriva parcialmente del griego por las palabras *mys* («ratón») y *otikos* («oreja»). Sus suaves y cortas hojas parecen orejas de ratón.

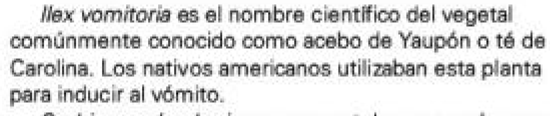
*Hemerocallis fulva* o flor de un día, recibió su nombre de las palabras griegas *hemera* («día») y *kalos* («bello»). Las flores de esta planta se cierran durante la noche.

Dedalera o digital (*Digitalis purpurea*).

*Atropa belladonna* produce el alcaloide atropina, que se emplea para la dilatación de las pupilas. El epíteto específico *belladonna*, que en italiano quiere decir «mujer hermosa», podría referirse a las mujeres italianas que durante el Renacimiento se aplicaban gotas de extracto del vegetal en sus ojos para resultar más atractivas. Pero la atropina también puede ser letal, lo que explica el nombre común inglés, *deadly nightshade* («sombra mortífera»), y también que tanto el nombre del compuesto químico como el del género se deriven de *Átropos*, una de las tres diosas griegas del Destino (Parcas), la cual sostenía las tijeras que cortaban los hilos de la vida humana.



Belladona (*Atropa belladonna*).



*Ilex vomitoria* es el nombre científico del vegetal comúnmente conocido como acebo de Yaupón o té de Carolina. Los nativos americanos utilizaban esta planta para inducir al vómito.

*Scabiosa columbaria* es un vegetal cuyo nombre común es escabiosa o mariposa azul. Antiguamente, se creía que curaba la sarna y otras afecciones de la piel.

El nombre científico para el género de los ranúnculos, *Ranunculus*, significa «rana pequeña». Al igual que las ranas, los ranúnculos prefieren los lugares húmedos.

El nombre científico de la coreopsis, *Coreopsis tinctoria*, deriva de las palabras griegas *koreos* («bicho») y *opsis* («como»), porque las semillas parecen garrapatas.

El nombre común inglés de *Pedicularis groenlandica*, *elephant's head* o *elephanthead lousewort* («cabeza de elefante»), se debe a la forma de la flor. El vegetal crece hasta alcanzar unos treinta centímetros de altura en los pantanos de las altas montañas del oeste de Estados Unidos.



Flores de *Pedicularis groenlandica*.

El nombre en dos partes de una especie se denomina nomenclatura **binomial** y siempre aparece en cursiva o subrayado. La parte que identifica el género lleva mayúscula. La segunda parte, el llamado **epíteto específico**, va en minúscula. Ambas partes deben utilizarse en conjunto para nombrar una especie. Tomemos como ejemplo el nombre de la especie del guisante, *Pisum sativum*. La primera parte nos dice que pertenece al género *Pisum*, mientras que *sativum* simplemente significa que ha sido «cultivado». De hecho, una especie de un género puede tener el mismo epíteto específico que una especie de otro género diferente. Por ejemplo, el ajo se conoce como *Allium sativum*. De esta manera, vemos que el epíteto específico no basta para identificar una especie. En los listados oficiales de nombres de plantas, el nombre binomial suele ir sucedido del nombre o la inicial del experto que dio nombre a la planta. Por ejemplo, una rosa blanca que deba su nombre a Linneo aparecerá como *Rosa alba* L. Sin embargo, en las referencias que aparecen en los libros de texto, la práctica habitual es dar sólo el nombre binomial.

¿Por qué se convirtió Linneo en el taxónomo citado en cada libro de texto de Botánica, excluyendo a la mayoría, si no a todos, los taxónomos restantes? En gran medida, su fama es el resultado de haber sido un erudito muy productivo que instruyó a muchos estudiantes y creó un sistema sencillo y útil para la nomenclatura de las especies. En 1867, en una conferencia en París, los botánicos decidieron utilizar el sistema binomial de Linneo para clasificar los vegetales. Los zoólogos pronto optaron por utilizar también dicho sistema.

Aunque los botánicos y zoólogos modernos han acogido el sistema linneano de nomenclatura de las especies, consideran que su clasificación de organismos en grupos más generales es un método arbitrario y demasiado simplificado. Por ejemplo, Linneo definió las «clases» vegetales principales haciendo referencia únicamente al número y posición de los estambres, el órgano masculino productor de polen de la flor. En contrapartida, Bernard de Jussieu (1699-1777), del Jardín Botánico Real de París, utilizaba todos los caracteres posibles en la clasificación de las plantas, lo que daba lugar a más agrupaciones naturales. En su época, Linneo también fue cuestionado moralmente, pues algunos críticos afirmaban que la vida sexual de las plantas era un tema inapropiado, incluso para el estudio científico.

En la próxima sección, estudiaremos el actual sistema jerárquico para la clasificación de organismos. Aunque la mayor parte del mérito de este sistema no es de Linneo, podemos afirmar que surgió gracias a él.

### Repaso de la sección

1. **El método de clasificación, ¿fue haciéndose más científico de manera progresiva? Razona tu respuesta.**
2. **¿Cuáles son las ventajas de que una especie posea un nombre científico?**
3. **¿Sería apropiado decir que Linneo fue el «padre de la Taxonomía moderna»? Justifica tu respuesta.**

## Clasificación y evolución

Durante casi toda su vida, Linneo creyó que todas las especies permanecían inmutables tras haber sido creadas en el Génesis por Dios (*véase* el cuadro *Las plantas y las personas* en la página siguiente). Su lema era *Nullae species novae*, que traducido del latín significa «no existen especies nuevas». Según este punto de vista, la creación de las especies tuvo lugar en un mismo y único momento, como si de una obra pictórica inalterable se tratase. Sin embargo, hacia el final de sus días, se percató de la cantidad de variaciones existentes en la mayoría de las especies vegetales. También reconoció que se podían cultivar nuevas variedades e incluso aportó ejemplos de lo que hoy denominamos mutaciones. Parecía que surgían nuevos tipos de vegetales mucho tiempo después de la primera creación. Al final, Linneo dejó de afirmar que no podían aparecer nuevas especies.

Con anterioridad al trabajo de Darwin, otros científicos también habían reparado en las mutaciones, por lo que la idea de que las especies eran inmutables ya estaba en tela de juicio. Después de la publicación en 1859 de *El origen de las especies*, de Darwin, y de que la teoría evolutiva adquiriera una mayor aceptación, los taxónomos comenzaron a ver la clasificación con otros ojos. En lugar de agrupar los organismos únicamente de acuerdo con su apariencia física, crearon árboles genealógicos que reflejaban los enfoques de la **Filogenia**, la historia evolutiva de especies emparentadas.

Las clasificaciones basadas en las relaciones evolutivas se conocen como clasificaciones filogenéticas. Éstas pueden variar mucho de las asentadas únicamente en la apariencia física. Para los taxónomos evolutivos, conocidos como sistemáticos, la cuestión primordial no es si ciertos organismos son similares, sino que se preguntan si dichas similitudes son el resultado de una evolución a partir de un antepasado común.

Pero, ¿cómo pueden responder los sistemáticos a esta pregunta? Después de todo, no hay testigos presenciales

LAS PLANTAS Y LAS PERSONAS

## Linneo y el embrujo de los vegetales

Desde una edad muy temprana, Linneo se sintió fascinado por las plantas. Cuando tenía 25 años, la *Kungliga Vetenskapsakademien* (Real Academia Sueca de las Ciencias) le envió a realizar la primera investigación científica de Laponia, al norte del Círculo Polar Ártico. En este viaje recolectó vegetales y estudió los animales y la geología del lugar. Una planta que descubrió allí lleva su nombre: *Linnaea borealis*. Para cuando regresó, su interés vitalicio por la Botánica estaba asegurado. Con el tiempo, se convirtió en profesor de Medicina y de Botánica en la Universidad de Uppsala. Más tarde, muchos de sus estudiantes obtuvieron posiciones prominentes en universidades de toda Europa, lo cual consolidó su fama futura.

Linneo se sentía especialmente intrigado por la sexualidad de las plantas. De hecho, clasificó sus plantas en grupos según el número, unión y longitud de las partes masculinas y femeninas. Agrupó las plantas sin flores simplemente porque no poseían partes sexuales visibles. A menudo, comparaba la sexualidad vegetal con la humana, describiendo las hojas como «lechos nupciales, dispuestos de forma gloriosa por el Creador», y los estambres como «maridos en el mismo matrimonio». Como podremos imaginar, esto causó un gran revuelo entre algunos de sus críticos. Después de que un botánico se refiriera a semejantes descripciones sexuales como un «libertinaje repugnante», Linneo le puso su nombre a un género de malas hierbas, *Siegesbeckia*.

En su faceta de profesor, Linneo era muy popular como organizador de excursiones al campo. En tales ocasiones, se unían a él hasta doscientas personas, acompañadas de tambores y trompas y pancartas, cuando no era una orquesta de vientos completa. Linneo iba en cabeza, seguido por un anotador y una persona encargada del orden y la disciplina. Otras personas estaban encargadas de recolectar especímenes o transportar la comida. Al volver al campus, todo el mundo gritaba «Vivat (Viva) Linneo».

El nombre de Linneo tiene una interesante historia botánica. Debería haberse llamado Carl Nilson, ya que era hijo de Nils Ingemarson. En esa época, en Suecia, el apellido del hijo se formaba añadiendo al nombre del padre la terminación «-son» («hijo»). Pero dos de los tíos de Linneo cambiaron su nombre por el de Liliander, en honor a un tilo que crecía en las tierras de la familia. Al recibir un título nobiliario, Carl cambió su nombre a Carl von Linné, que posteriormente tradujo al latín como Carolus Linnaeus.



El joven Linneo sostiene una linnaea (*Linnaea borealis*).

que puedan narrar cómo fueron evolucionando las especies durante tantos millones de años. Si el punto de vista estático de las especies inmutables es como una obra pictórica, entonces la evolución de las especies a lo largo del tiempo puede compararse con una «película» muy larga, una que, obviamente, es imposible ver. Algunas «escenas» han sobrevivido bajo la forma de fósiles y son como «instantáneas» de organismos del pasado, pero el registro de fósiles está incompleto y a menudo es difícil de interpretar. Por consiguiente, los sistemáticos deben usar además métodos indirectos para establecer hipótesis sobre cómo han evolucionado varias especies. En esta sección, exploraremos la utilidad y las limitaciones de estos métodos de clasificación.

## Los sistemáticos utilizan un repertorio de caracteres para clasificar los organismos

Al clasificar los organismos, los sistemáticos modernos analizan muchos de los mismos caracteres que han sido observados durante cientos de años, además de los caracteres recientemente descubiertos con el microscopio elec-

trónico. Algunas categorías generales de caracteres son la estructura, la función, los ciclos vitales y los datos moleculares (ADN, ARN y proteínas).

Por ejemplo, las plantas se suelen clasificar atendiendo a sus estructuras reproductoras, como las semillas, piñas, flores y frutos. Algunos de los grandes grupos de plantas se establecen según tengan o no semillas, y en el tipo de semillas que tengan. Por ejemplo, en las plantas con flores, las semillas están en el interior de los frutos, mientras que en las Coníferas las semillas están en las piñas. La forma del tallo, de las hojas y el patrón de disposición foliar son también caracteres estructurales importantes. Supongamos que un determinado árbol posee hojas cuadrangulares lobuladas, de unos 15 centímetros de largo, que se tornan amarillas en otoño; flores de color naranja y verde, de forma parecida a la de un tulipán, y frutos con forma de piña. Estos caracteres describen al tulípero de Virginia (*Liriodendron tulipifera*), muy común en los bosques caducifolios del este de Norteamérica (Figura 16.2). Los sistemáticos también comparan estructuras microscópicas, como los patrones del tejido vascular y el número de cromosomas en el interior de las células.

Los caracteres relacionados con las funciones vegetales también son útiles. Por ejemplo, ciertas enzimas pueden tener funciones similares en plantas relacionadas, como la producción de determinados alcaloides. Los tipos de fotosíntesis son otra posible clave. Dentro de algunos grupos vegetales, la fotosíntesis $C_4$ ha evolucionado en algunos miembros, pero no en otros, por lo que puede utilizarse para distinguir subgrupos.

Los ciclos vitales son una clave especialmente importante para la Filogenia. Por ejemplo, algunas plantas pueden distinguirse por los métodos de polinización. La polinización de algunas plantas corre a cargo del viento, pero otros dependen única o exclusivamente de insectos, aves o murciélagos. El desarrollo embrionario puede ser otra clave. La división principal de las plantas con flores, esto es, Monocotiledóneas y Dicotiledóneas, depende de si el embrión posee uno o dos cotiledones, que son las hojas embrionarias. La forma del embrión, ya sea curva o recta, puede ser también un carácter utilizado en la clasificación. Es más, los embriones de especies relacionadas suelen tener características similares no perceptibles en los organismos adultos.

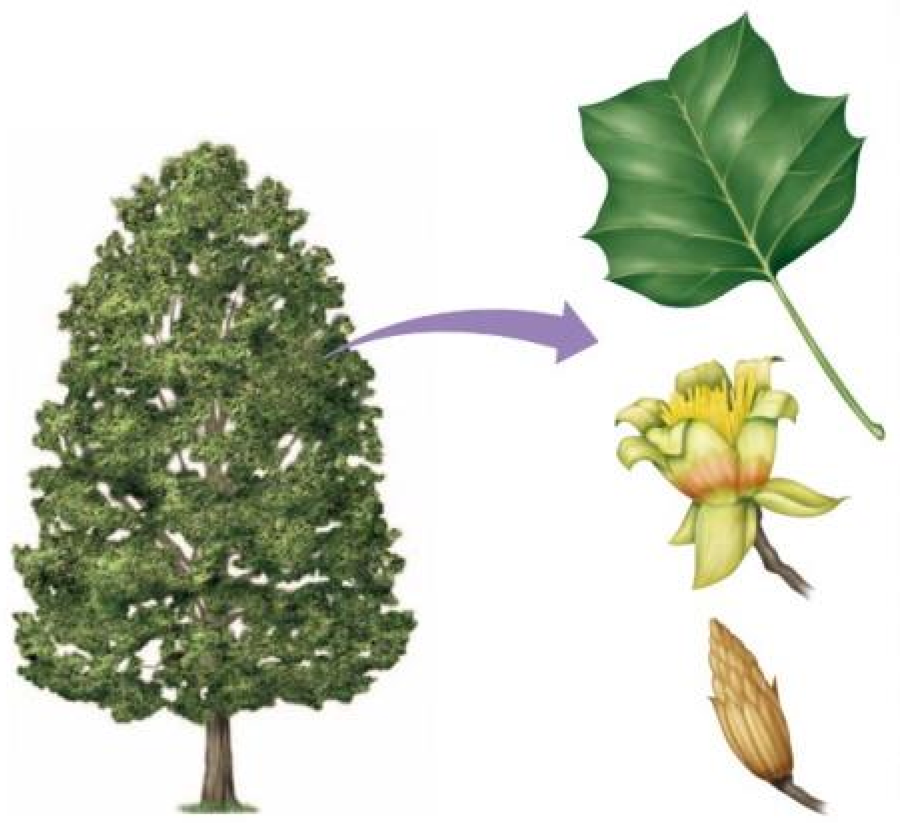


**Figura 16.2. Tulípero de Virginia.**

Las hojas, flores y frutos característicos son útiles en la identificación de *Liriodendron tulipifera*, conocido por los nombres comunes de tulípero de Virginia, tulipanero, árbol de los tulipanes, álamo tulipán o álamo americano. Es un árbol que se cultiva en paseos y jardines de zonas libres de heladas. El cuento *El escarabajo de oro*, de Edgar Allan Poe, describe este imponente árbol, que puede alcanzar una altura de hasta 60 metros: «Bajo las órdenes de su amo, Júpiter empezó a abrir un camino en dirección a un gigantesco tulípero, que se alzaba allí en unión de unos ocho o diez robles, sobrepasándolos a todos (como hubiera sobrepasado a cualquier otro árbol), por la belleza de su follaje, su forma, la enorme extensión de las ramas y su majestuosa apariencia»[3].

[3] Fragmento extraído de *Cuentos, 1* de Edgar Allan Poe, editado en 2003 por Alianza Editorial, Madrid. Traducción de Julio Cortázar.

Desde la década de 1960, los nuevos métodos utilizados para analizar las estructuras del ADN, del ARN y de las proteínas de los organismos han facilitado datos moleculares que muchos sistemáticos consideran la más novedosa herramienta taxonómica. Pero, como veremos a continuación, interpretar los datos moleculares puede ser difícil.

## Los datos moleculares desempeñan un papel substancial en la clasificación filogenética

Los datos moleculares pueden ser una herramienta de gran valor para identificar las relaciones evolutivas, pues las similitudes en el ADN, el ARN y las proteínas indican que los organismos están íntimamente emparentados. Los datos moleculares también pueden evidenciar de manera considerable que las similitudes físicas fueron heredadas de un antepasado común. Después de todo, la información genética de los códigos del ADN y del ARN para las proteínas dota a un organismo de sus características físicas.

Una técnica adecuadamente establecida es la de comparar las secuencias de aminoácidos de las proteínas de diferentes organismos. La proteína citocromo *c* se suele emplear, pues es una proteína relativamente sencilla que puede ser secuenciada fácilmente y que se encuentra en todos los organismos que cuentan con respiración aeróbica. Cuantas menos diferencias existan en las secuencias de aminoácidos, mayor será el parentesco existente entre organismos. Por ejemplo, existen 38 diferencias entre las secuencias de aminoácidos del citocromo *c* del trigo y del ser humano, y sólo 11 diferencias entre el caballo y el ser humano, y ninguna diferencia entre el chimpancé y el ser humano. Es decir, hay cuatro o cinco cambios en las secuencias del citocromo *c* por cada 100 millones de años, desde que dos especies compartieron un antepasado común. Por lo tanto, el citocromo *c* puede utilizarse como una especie de **reloj molecular** para calcular el alcance de la separación evolutiva, es decir, el período de tiempo que dos especies llevan aisladas reproductivamente la una de la otra.

En los últimos años, los sistemáticos han logrado además comparar las secuencias de nucleótidos del ADN y del ARN de distintos organismos. En un principio, analizaron secuencias parciales construyendo un mapa de restricción del ADN (*véase* el Capítulo 14). Como las enzimas de restricción cortan el ADN en los lugares donde se localizan las secuencias de base especificadas, un mapa que indique los lugares donde se producen estos cortes es una buena muestra de las diferencias entre el ADN de dos especies. Más recientemente, el método ha consistido en comparar secuencias íntegras de genes o genomas al completo. Los científicos están determinando gradualmente las secuencias completas de ADN de más y más especies (Capítulo 14).

No obstante, los métodos de análisis de los datos moleculares son sofisticados y pueden ser difíciles de aplicar por igual a especímenes de diferentes especies. Existen fuentes de variación en la estructura del ADN, del ARN y de las proteínas que pueden causar problemas. Por ejemplo, las secuencias de ADN pueden variar entre los individuos de una misma especie. Asimismo, algunas regiones de cromosomas sufren mutaciones con mayor frecuencia que otras. Es más, pueden haberse dado inversiones, translocaciones o duplicaciones de regiones cromosómicas. Estas fuentes de error pueden agravarse al analizar secuencias parciales en lugar de completas. Las supresiones y las inserciones también pueden causar problemas a la hora de comparar secuencias de ADN o ARN, pero, en estos casos, los sistemas informáticos pueden ayudar a reconstruirlas.

Otro problema es que parte de los datos moleculares no están disponibles a día de hoy. Para la mayoría de las especies, la información sobre secuencias del ADN, del ARN y de las proteínas aún no se ha analizado o está incompleta. Además, los fósiles no suelen aportar datos moleculares útiles, básicamente porque hay muchos tipos de fósiles que no contienen materia orgánica. Incluso cuando la poseen, su descomposición puede haber degradado rápidamente el ADN, lo que suele dejar secuencias incompletas o distorsionadas. A pesar de las pretensiones de películas como *Parque Jurásico*, no se pueden obtener secuencias de ADN exactas a partir de fósiles.

Pese a estas limitaciones, los datos moleculares son muy útiles para establecer hipótesis acerca de las relaciones evolutivas. Los sistemáticos comparan las clasificaciones basadas en los datos moleculares con otras basadas en otros caracteres. A menudo, las clasificaciones son notablemente similares. Los análisis de diferencias cualesquiera pueden acabar en la redefinición de los caracteres útiles o de los métodos utilizados, lo que da lugar a una clasificación filogenética más precisa.

## Los organismos están clasificados en una jerarquía

Conforme al análisis de los caracteres, un organismo se clasifica dentro de una jerarquía de categorías o niveles. La categoría más general se denomina **dominio**, un nivel relativamente nuevo que explicaremos más adelante en este

capítulo. La siguiente categoría es el **reino**. Cada grupo relacionado dentro de un reino se denomina **filum** o **filo**. Aunque los botánicos han utilizado durante mucho tiempo el término *división* en lugar de *filo*, en 1993 ambos términos fueron declarados equivalentes según el Código Internacional de Nomenclatura Botánica (CINB). Nosotros utilizaremos el término *filum* o *filo*. En el Apéndice C, encontrarás una lista de filos. Cada grupo dentro de un filo se denomina **clase**. Dentro de una clase, cada grupo se llama **orden**. Cada grupo emparentado dentro de un orden se dice **familia**. Dentro de una familia, cada grupo se denomina **género**. Un género está compuesto de una o más **especies**. Si nos resulta más fácil, podemos recurrir a una regla mnemotécnica para recordar los distintos niveles dentro de un dominio. Este ejemplo es bastante popular: «El **R**ey **F**ernando el **C**atólico **O**rdenó la **F**usión de una **G**ran **E**spaña» (**R**eino, **F**ilo, **C**lase, **O**rden, **F**amilia, **G**énero, **E**specie).

Las similitudes en las estructuras reproductoras desempeñan un papel primordial en la clasificación de las plantas, pues dichas similitudes suelen ser el resultado de un parentesco genético en lugar de una adaptación medioambiental. Algunas plantas se clasifican en filos dependiendo de la presencia o ausencia de semillas. Las plantas con semillas incluyen cuatro filos de plantas con semillas desnudas, denominadas Gimnospermas, y un filo de plantas con semillas cubiertas, denominadas Angiospermas. Las diferencias en las estructuras reproductoras, así como en la estructura del tallo y de la hoja ayudan a definir los filos de Gimnospermas. Las plantas sin semillas incluyen tres filos de Briófitos y cuatro filos de plantas vasculares sin semillas. Las diferencias en la organización y la estructura de los esporangios ayudan a distinguir los varios filos de plantas sin semillas.

Dentro de un filo, los vegetales se agrupan en clases de acuerdo con los caracteres compartidos más generales. Por ejemplo, como todas las Angiospermas poseen cotiledones, u hojas embrionarias, se pueden dividir en clases según el número de cotiledones, con las Monocotiledóneas como una clase y las Dicotiledóneas como otra. De hecho, tanto las Monocotiledóneas como las Dicotiledóneas poseen otros tantos rasgos distintivos. Las plantas se dividen en clases, órdenes, familias y géneros conforme a unos caracteres cada vez más específicos, que son uniformes y característicos para el nivel taxonómico correspondiente.

Incluso dentro de una única especie, puede existir una variación individual en algunos caracteres. A medida que las diferencias de caracteres entre los grupos vegetales aumentan, llega un momento en el que los cruzamientos no tienen éxito. Aunque es extraño que un cruzamiento entre especies animales tenga éxito, en ocasiones, las plantas de diferentes especies o incluso de distintos géneros pueden cruzarse entre sí y producir descendencia fértil.

Como ejemplo de clasificación, consideremos la planta de la patata común, *Solanum tuberosum*. Por supuesto, es miembro del reino Plantae. Como planta con flores, pertenece al filo Anthophyta. Como Dicotiledónea, pertenece a la clase Eudicotiledóneas. Dentro de las Dicotiledóneas, pertenece al orden Solanales y a la familia Solanaceae. Entre los cerca de 90 géneros que engloba esta familia, la patata pertenece al género *Solanum*, que comprende unas 2.300 especies. Cada grupo con denominación de cualquier nivel recibe el nombre de **taxón**. Por ejemplo, Solanáceas es un taxón en el nivel de familia. Como podemos deducir de las descripciones de los taxones en la Figura 16.3, los diferentes taxones de cada nivel presentan los caracteres de los niveles superiores *y* otras similitudes. A medida que nos movemos del nivel reino al nivel especie, cada taxón está más emparentado. Por ejemplo, los miembros del género *Solanum* están más estrechamente relacionados entre sí de lo que lo están con otras especies de la familia Solanáceas. Podemos reconocer el nivel de algunos taxones vegetales por sus nombres, ya que la mayoría de los nombres de las familias vegetales terminan en -áceas (*-aceae*), y la mayoría de los nombres de los órdenes acaban en *-ales*. Habitualmente, sólo los géneros y las especies se escriben en cursiva. Todos los nombres de taxones, independientemente de su nivel, comienzan con una mayúscula.

Dada la enorme variedad existente dentro de los grupos de organismos, muchos sistemáticos han ampliado el número de niveles en la jerarquía. Algunos niveles adicionales ostentan los prefijos *sub-* y *super-*, como subfilo, superclase, subclase, superorden, suborden, superfamilia, subfamilia, subgénero y subespecie. Por ejemplo, algunas clases pueden agruparse en una superclase, y algunas superclases pueden agruparse en un subfilo. Los niveles como subespecie, variedad, raza y cultivar sirven para identificar las variantes silvestres y domesticadas dentro de una especie.

Los botánicos y los zoólogos siguen un procedimiento estándar para la nomenclatura y clasificación de nuevas especies. Cuando se descubre una especie, se describe en una publicación científica importante. Se facilita una descripción en latín y en varios idiomas modernos. En el caso de los vegetales, se preserva un único espécimen denominado **espécimen tipo** en un herbario, donde está protegido de la humedad y de los insectos. Un espécimen tipo se puede utilizar para determinar si otro espécimen es un

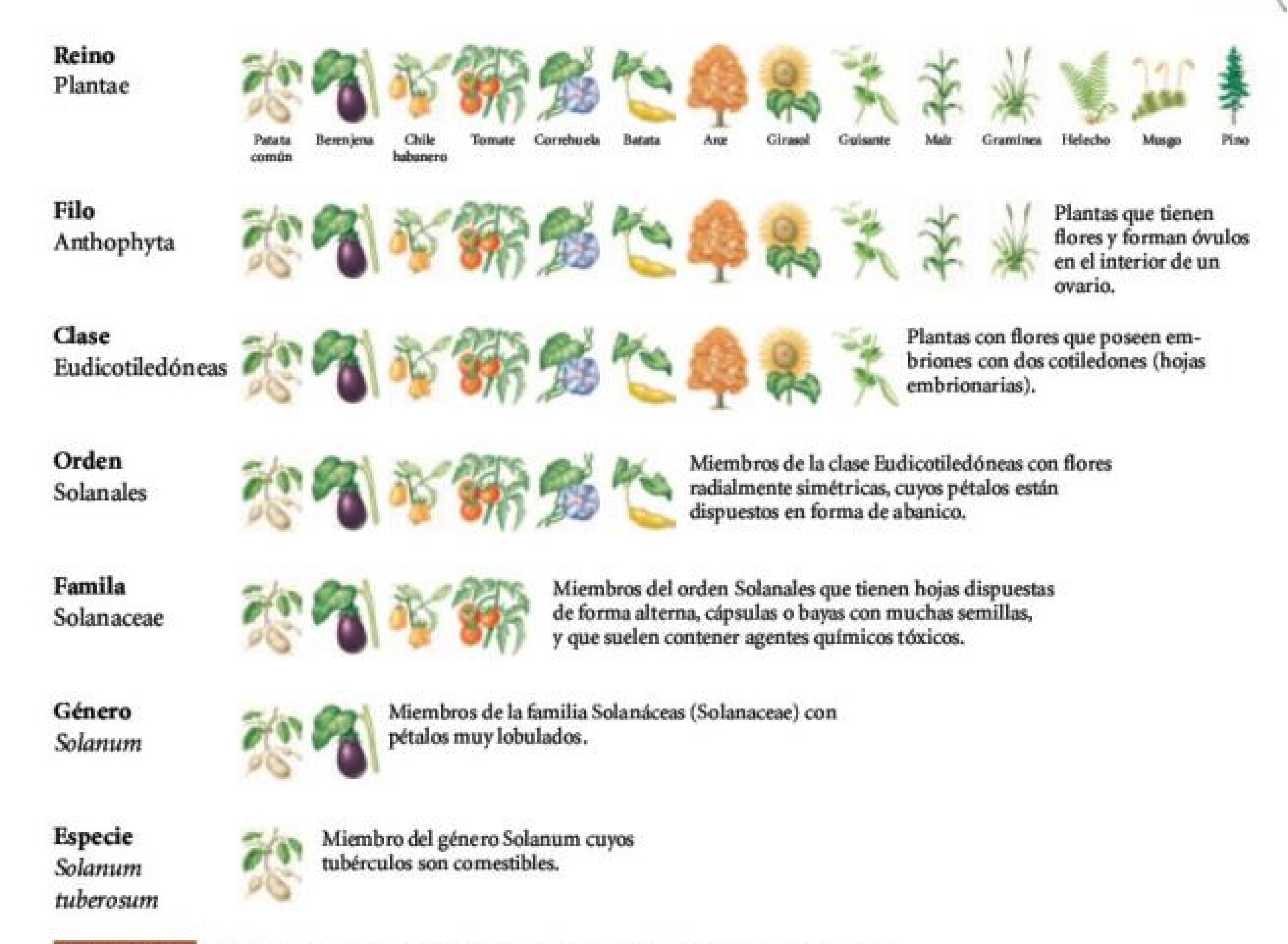



**Figura 16.3.** **Clasificación de la planta de la patata común, *Solanum tuberosum*.**

Esta jerarquía muestra algunos ejemplos de cada nivel. El Reino Plantae incluye organismos pluricelulares fotosintéticos que viven en tierra y cuyo embrión se encuentra protegido dentro de la planta madre. A medida que se desciende, cada nivel está más limitado, porque hay menos plantas que comparten todas esas características. Por ejemplo, las Solanáceas poseen rasgos que no comparten con el orden Solanales. En el nivel de la especie, la planta de la patata común es única, pues es el único miembro del género *Solanum* con tubérculos comestibles.

miembro de la misma especie. El herbario más grande del mundo, que depende del Museo Nacional de Historia Natural de París, contiene siete millones de especímenes. Los especímenes de Linneo se conservan en el herbario de Linneo, en el Museo de Historia Natural de Estocolmo y en la Sociedad Linneana de Londres (Figura 16.4).

## Los sistemáticos establecen hipótesis acerca de las relaciones evolutivas

Desde que la teoría de Darwin fue mayoritariamente aceptada por la comunidad científica, la clasificación filogenética ha adquirido un papel central. Desde finales del siglo XIX, los sistemáticos han estado creando **árboles filogenéticos**, diagramas ramificados cuyo fin es mostrar las relaciones evolutivas a través del tiempo. Los primeros árboles filogenéticos mostraban fundamentalmente lo que se conocía sobre los ciclos vitales y la estructura básica de los organismos. Hoy en día, los árboles filogenéticos pueden basarse en un abanico más amplio de caracteres, en el que se incluyen los datos moleculares. No obstante, no han de basarse necesariamente en muchos caracteres; algunos dependen de tan solo un carácter. Normalmente, los árboles filogenéticos más fiables son los que se basan en más de un carácter, aunque los basados en un único carácter molecular también pueden considerarse razonables. Indepen-



**Figura 16.4.** Un espécimen del herbario de Linneo.

Este espécimen de la planta del tomate data del siglo XVIII. La tomatera es un ejemplo de especie que ha recibido distintos nombres de los diferentes taxónomos. Linneo la clasificó como *Solanum lycopersicum*. El epíteto específico significa «melocotón de lobo», lo que refleja la sospecha de que el fruto era venenoso, peligroso como un lobo, pese a su apetecible aspecto. Más tarde, esta especie fue reclasificada como *Lycopersicon esculentum* o «melocotón de lobo comestible», aunque muchos botánicos modernos prefieren el nombre de Linneo, ya que el tomate guarda relación con los miembros del género *Solanum*.

dientemente del número de caracteres utilizados, todos los árboles filogenéticos son el resultado de hipótesis acerca del parentesco entre los organismos. Con frecuencia, los sistemáticos no suelen ponerse de acuerdo sobre qué caracteres muestran mejor las relaciones evolutivas existentes entre determinados organismos.

Evaluar si dos organismos están evolutivamente relacionados puede ser muy difícil. Si dos plantas presentan una cierta similitud, pueden haber heredado el carácter de un mismo antepasado. Se dice que dicha similitud es una **homología**. Por ejemplo, las piñas son una homología entre las Coníferas o árboles con piñas. Por otro lado, una similitud en la estructura o la función puede haber evolucionado de manera independiente a partir de antepasados distintos. Una similitud en la estructura o la función entre dos especies que no están estrechamente relacionadas se denomina **analogía**. Una analogía es resultado de la **evolución convergente**. Del mismo modo que diferentes calles pueden encontrarse, distintas rutas evolutivas pueden converger, lo que da origen a una similitud en un carácter particular. Por ejemplo, aunque las distintas plantas desérticas presentan hojas gruesas y carnosas para la reserva de agua, este rasgo puede haber evolucionado de manera independiente en cada tipo de vegetal. Las espinas también han evolucionado de manera independiente en diferentes tipos de plantas desérticas (Figura 16.5). En resumen, una similitud en la estructura o en la función no necesariamente implica que los organismos estén estrechamente emparentados. Al comparar determinadas plantas, los sistemáticos deben observar cada similitud en relación con el resto de los caracteres. Una similitud puede quedarse en nada frente a un número mayor de diferencias o frente a diferencias más significativas. Además, algunas similitudes son superficiales, mientras que otras son complejas. Una similitud compleja tiene más posibilidades de haber evolucionado a partir de un antepasado común que de manera independiente. Si los hay, los datos moleculares pueden ser de utilidad, ya que las plantas con una relación cercana poseerán ADN, ARN y proteínas más similares.

Los sistemáticos evalúan las similitudes de diferentes maneras. Algunos se centran en comparar conjuntos completos de rasgos sin distinguir entre homologías y analogías. Estos sistemáticos opinan que cuantas más similitudes compartan dos organismos, más estrecha es su relación. Otros solamente comparan el número de homologías. Sin embargo, el método más común es clasificar los organismos de acuerdo a la secuencia temporal en la que aparecieron las ramas evolutivas. Este método, conocido como **Cladística** o Cladismo (del griego *klados*, «rama»), se centra no en el número de homologías, sino en el orden temporal en el que las homologías fueron heredadas.

Al comparar determinados organismos, la Cladística distingue si una homología es «primitiva»; o ancestral es decir, si se trata de un carácter heredado de un antepasado más lejano o un carácter «derivado» heredado de un antepasado más reciente. Un **carácter primitivo compartido** es una homología que no es exclusiva de los organismos objeto de estudio. Es decir, los organismos externos al grupo también heredaron ese carácter del mismo antepasado lejano común. Por ejemplo, las semillas son un



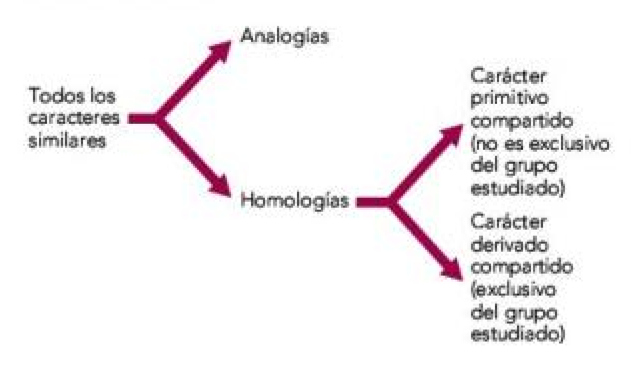


**Figura 16.5.** **Evolución convergente.**

Varios miembros de al menos tres familias de plantas con flores no relacionadas entre sí han desarrollado las espinas y los cuerpos crasos y carnosos de los cactus. Entre estas familias se encuentran la familia de los cactus (Cactáceas o Cactaceae), la familia de las euforbias (Euforbiáceas o Euphorbiaceae) y la familia de las asclepias (Asclepiadáceas o Asclepiadaceae).

carácter primitivo compartido entre las Angiospermas, pues éstas no son los únicos vegetales con semillas. Las Gimnospermas también heredaron este carácter del antepasado de todas las plantas con semillas. Por el contrario, un **carácter derivado compartido** es una homología exclusiva de un grupo concreto. Por ejemplo, las flores son un carácter derivado compartido entre las Angiospermas, pues sólo las Angiospermas y su antepasado común comparten este rasgo.

El siguiente diagrama de flujo resume los tipos de caracteres similares:




## Los cladogramas son diagramas ramificados que muestran las relaciones evolutivas

Desde la década de 1980, con la creciente popularidad de la Cladística, un tipo común de árbol filogenético ha sido el **cladograma**, un diagrama ramificado que muestra las relaciones evolutivas. Un **clado** es una rama del cladograma, que consiste en un antepasado y todos sus descendientes, los cuales comparten uno o más caracteres que les hacen ser únicos como rama evolutiva. Un clado es por definición **monofilético**, lo que significa que se trata de una «única tribu» de organismos que evolucionaron a partir de un antepasado común. Al definir un clado, los sistemáticos utilizan caracteres derivados compartidos, porque éstos reflejan las relaciones evolutivas más estrechas.

Se puede construir un cladograma con el fin de identificar las relaciones evolutivas propuestas entre taxones de cualquier nivel de la jerarquía de clasificación, como determinadas especies, géneros, familias, órdenes, clases, filos o reinos. A la hora de crear un cladograma, el primer paso es seleccionar un grupo de estudio. El grupo puede

estar formado por distintas especies o puede estar constituido por diferentes grupos de especies (como distintas familias o filos). A los tipos de organismos que se estudian se les conoce como **grupo interno**. Dependiendo del material vegetal disponible y de los intereses del investigador, el grupo interno puede ser grande o pequeño, y puede centrarse en un taxón particular o tener un campo más amplio. Supongamos que decidimos comparar tres filos de plantas vasculares: helechos, Coníferas y plantas con flores. El siguiente paso es elegir un **grupo hermano** o **externo**, una especie o grupo de especies relacionado de manera muy cercana con el grupo interno, pero no tanto como los miembros del grupo interno entre sí. El grupo hermano sirve de base para distinguir caracteres primitivos compartidos (aquéllos que también están presentes en el grupo hermano) de caracteres derivados compartidos. Como grupo hermano, elegimos el filo de plantas no vasculares constituido por los musgos.

El siguiente paso es crear una tabla de caracteres, con una lista de los taxones en un eje y una lista de los caracteres en el otro eje. Para que resulte más sencillo, la tabla que recoge la Figura 16.6a utiliza sólo tres caracteres, donde el 0 indica el carácter que falta y el 1 indica el carácter presente. Las tablas de caracteres pueden incluir muchos caracteres y pueden mostrar más de dos estados para cada carácter, como el número de sépalos en una flor. Las entradas numéricas simplifican el análisis informático de los datos.

Posteriormente, los datos son utilizados para crear un cladograma (Figura 16.6b). Cada punto de ramificación, o nodo, representa la pérdida o ganancia de un carácter determinado e indica rutas evolutivas separadas. Dicha pérdida o ganancia de un carácter define un clado particular (Figura 16.6c). Por ejemplo, la presencia de tejido vascular define un clado consistente en un antepasado con tejido vascular y en todos sus descendientes. Se debe tener en cuenta además que un clado puede englobarse dentro de otro. Dentro del clado formado por plantas con tejido vascular se incluye otro formado por plantas con tejido vascular *y* semillas. Otro clado consiste en plantas con tejido vascular, semillas *y* flores.

Taxones

| Caracteres | Musgos (grupo hermano) | Helechos | Coníferas | Plantas con flores |
|---|---|---|---|---|
| Flores | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Semillas | 0 | 0 | 1 | 1 |
| Tejido vascular | 0 | 1 | 1 | 1 |

**(a)** Tabla de caracteres




**(b)** Cladograma



Clado compuesto por helechos-Coníferas-plantas con flores (carácter derivado compartido: tejido vascular)

Clado compuesto por Coníferas-plantas con flores (carácter derivado compartido: semillas)



Clado compuesto por plantas con flores (carácter derivado compartido: flores)

**(c)** Ejemplos de clados

**Figura 16.6.** **Ejemplos sencillos de tabla de caracteres y cladograma.**

**(a)** Una tabla de caracteres traduce la información en números, que pueden ser analizados por un sistema informático. Por ejemplo, el 1 suele utilizarse para indicar que un carácter está presente. Esta tabla se utilizó para preparar el cladograma de la Figura 16.6b. La presencia de un determinado carácter, como el tejido vascular, se utiliza para determinar un nodo. **(b)** Este cladograma muestra una hipótesis acerca de las relaciones evolutivas entre tres filos de plantas vasculares: helechos, Coníferas y plantas con flores. **(c)** A medida que el cladograma asciende, los miembros de cada clado están más estrechamente relacionados. Los helechos, las Coníferas y las plantas con flores presentan tejido vascular, un carácter del que carecen los musgos. Sin embargo, las Coníferas y las plantas con flores están incluso más estrechamente emparentadas, pues ambas poseen semillas. Por último, las plantas con flores se distinguen como grupo de las Coníferas, las cuales carecen de flores.

Un programa informático suele ser el encargado de construir un cladograma, organizando los datos de la tabla de caracteres en una representación gráfica. Con frecuencia, puede construirse más de un cladograma a partir de un determinado conjunto de datos. En tales casos, los sistemáticos suelen seguir el principio de **parsimonia**, que plantea que el cladograma más sencillo es probablemente el correcto. Debemos recordar que cada nodo representa la pérdida o la ganancia de un carácter, que puede haber sido causada por uno o varios acontecimientos evolutivos. El cladograma más sencillo representa la ruta con los mínimos cambios evolutivos. El principio de parsimonia es un ejemplo del uso del principio de la Navaja de Occam. Guillermo de Occam (1280-1349) fue un filósofo que creía que la explicación más simple de un hecho es probablemente la explicación correcta.

Los cladogramas producidos con caracteres diferentes pueden compararse entre sí para ver si producen árboles filogenéticos parecidos. Los caracteres que no producen cladogramas similares podrían ser analogías en lugar de homologías.

## Los sistemáticos no suelen ponerse de acuerdo acerca de cómo clasificar los organismos

Al igual que cualquier otro tipo de árbol filogenético, un cladograma es una hipótesis. Los sistemáticos siguen sin ponerse de acuerdo sobre cómo utilizar los caracteres para clasificar los organismos. Uno de los conflictos lo protagonizan «separatistas» o analíticos y «unionistas» o sintéticos. Los «separatistas» están a favor de la identificación de un mayor número de especies o grupos de especies. Los «unionistas» creen que es más lógico que existan menos especies y grupos de especies. Por ejemplo, los unionistas han argumentado recientemente que los perros (*Canis familiaris*) y los lobos (*Canis lupus*) deberían ser considerados una única especie, *Canis lupus*, porque pueden cruzarse entre sí y producir descendencia fértil. Los separatistas dicen que es problemático combinar una especie salvaje en peligro de extinción con una especie doméstica, de la cual la selección artificial ha producido muchas subespecies o razas. De igual manera, los sistemáticos tampoco se ponen de acuerdo en la clasificación del género *Capsicum*, que incluye especies silvestres y domésticas de chiles, picantes y suaves, y de pimientos. Una razón para esta discrepancia es que la forma del fruto puede variar muchísimo, incluso entre los miembros de una especie dentro del género *Capsicum*. Algunos sistemáticos han argumentado que las diferentes formas de los frutos indican diferentes especies de pimientos (Figura 16.7).

La capacidad de las plantas para crear híbridos entre especies y géneros también complica el análisis cladístico, como lo complica también la capacidad de las plantas para producir nuevas especies formando poliploides (Capítulo 15). Es más, debemos tener presente que dos expertos en un taxón, como un determinado género de plantas, podrían disentir en la clasificación exacta de una especie particular. La Taxonomía Molecular ayuda a resolver algunas diferencias de opinión, aunque no las elimina. Después de todo, establecer una hipótesis sobre las relaciones evolutivas es tratar de reconstruir el pasado desde la impropia posición ventajosa del presente.



**Figura 16.7.** **¿Una especie de pimiento o muchas?**
Estos pimientos reflejan las marcadas variaciones dentro de la especie *Capsicum annuum*, debido a la selección artificial (desde el extremo superior izquierdo en el sentido de las agujas del reloj: jalapeño, chile manzano, chile habanero, pimiento). Algunos sistemáticos creen que las diferentes variedades deberían clasificarse como especies distintas, a tenor de las diferencias de forma y color y de otros caracteres, incluidos los datos moleculares.

## Repaso de la sección

1. ¿Por qué algunos caracteres son más importantes que otros en la clasificación de organismos?
2. Los datos moleculares pueden ratificar o impugnar las clasificaciones basadas en otros datos. ¿Cómo explicarías esto?
3. ¿Cuál es la jerarquía de niveles taxonómicos, desde el más general al más específico? ¿Cómo puede reflejar una jerarquía las relaciones filogenéticas?
4. Explica cómo se evalúan los tipos de similitudes en la Cladística.

# Principales grupos de organismos

Ya hemos visto cómo ha cambiado la clasificación a lo largo de los años y cómo los sistemáticos discrepan acerca de las relaciones evolutivas entre especies. En consecuencia, no es de extrañar que incluso los agrupamientos más generales de organismos sigan siendo objeto de debate.

## Los sistemáticos han revisado el número de reinos

Hasta mediados del siglo XIX, los organismos se clasificaban en vegetales y animales. Los organismos fotosintéticos que no se movían se clasificaban como vegetales. Los organismos que se movían e ingerían alimentos se consideraban animales. Esta distinción parecía funcionar bien para la mayoría de los organismos conocidos. Sin embargo, algunos no cabían en ninguna categoría. Por ejemplo, los hongos solían considerarse vegetales simplemente porque no se mueven, aunque no son fotosintéticos. Asimismo, muchos organismos presentan una combinación de características de los vegetales, los hongos y los animales. Por ejemplo, el organismo microscópico *Euglena* (Figura 16.8), que suele habitar en aguas estancadas, lleva a cabo la fotosíntesis como un vegetal, pero absorbe el alimento como un hongo y se mueve como un animal.

A medida que los sistemáticos fueron descubriendo lo inexacto de clasificar a todos los organismos como vegetales o animales, algunos propusieron reinos adicionales. Durante la década de 1860, los biólogos John Hogg y Ernst Haeckel sugirieron un nuevo reino Protoctista, que comprendería los hongos, las bacterias, las algas unicelulares y otros muchos organismos unicelulares. Más adelante, según iban descubriéndose los rasgos únicos de los hongos, la mayoría de los sistemáticos colocaron a los hongos en su propio reino. A finales de la década de 1930, unos estudios microscópicos revelaron que las bacterias eran procariotas unicelulares, mientras que el resto de los organismos eran eucariotas. Por lo tanto, la mayoría de los sistemáticos comenzaron a clasificar las bacterias por separado como el reino Monera (del griego *moneres*, «único»). Tras haber retirado a los hongos y las bacterias, el reino Protoctista revisado contenía algas y mohos de agua,

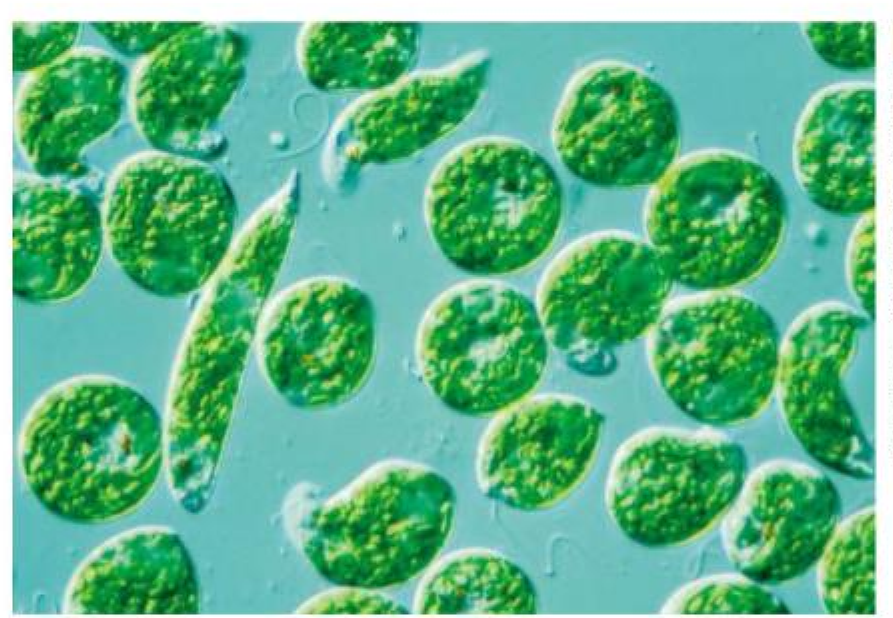


**Figura 16.8.** *Euglena.* Este microorganismo es una de las muchas criaturas que no encajan en las definiciones tradicionales de animal o vegetal. Posee cloroplastos, lo que le permite realizar la fotosíntesis como un vegetal. Sin embargo, no es exclusivamente un autótrofo. Si se le coloca en la oscuridad, en la que no puede fabricarse alimento mediante fotosíntesis, aún puede procurarse nutrientes absorbiendo alimentos como si fuera un hongo. Mientras tanto, los flagelos permiten a *Euglena* moverse, una característica asociada a los animales.

además de muchos organismos unicelulares fotosintéticos. A menudo, los científicos se referían a este reino con el nombre de reino Protista, de más fácil pronunciación.

En 1969, Robert Whittaker, de la Universidad de Cornell, propuso un sistema de cinco reinos que fue aceptado ampliamente. Constaba con los reinos Animalia (Animal), Fungi (Hongos), Plantae (Vegetal), Protista (Protistas) y Monera (Bacterias). Los reinos Animalia, Plantae y Fungi se distinguían entre sí fundamentalmente por sus medios para obtener el alimento. Los animales ingieren el alimento; los hongos lo absorben, y las plantas fabrican su propia comida mediante fotosíntesis. El resto de los eucariotas se juntaron en el reino Protista. Estos organismos, muchos de los cuales son microscópicos, son conocidos informalmente como protistas. El otro reino, Monera, estaba formado por todos los procariotas, los organismos microscópicos generalmente referidos como bacterias. Los virus, que son incluso más pequeños y poseen una estructura más simple, no fueron clasificados porque no pueden sobrevivir y reproducirse por sí mismos fuera de un organismo-huésped.

Aunque el esquema de Whittaker se hizo popular, éste no tuvo la última palabra sobre la clasificación de organismos en reinos. Aún quedaban asuntos por discutir en lo referente a la clasificación de protistas y procariotas. En el sistema de clasificación de Whittaker, el reino Protista era todavía un reino que comprendía sin distinción a diversos eucariotas, juntos básicamente porque no encajaban en las descripciones de animales, hongos o plantas. Hoy en día, muchos sistemáticos estudian cómo dividir los protistas en varios reinos. Por lo demás, los datos moleculares han demostrado que es incorrecto agrupar a todos los procariotas en un único reino.

## Los datos moleculares han servido para identificar unos «súper-reinos», llamados dominios

El sistema de cinco reinos estaba basado en la comparación de las estructuras y funciones visibles de los organismos. Sin embargo, en los últimos años, los datos moleculares han facilitado nuevas maneras de comprender las diferencias existentes entre los procariotas. Actualmente, en lugar del sistema de los cinco reinos, la mayoría de los sistemáticos consideran que el nivel superior de clasificación es un «súper-reino», denominado dominio. Según este punto de vista, los organismos pueden clasificarse en uno de estos tres dominios: Archaea, Bacteria y Eukarya. Los organismos del dominio Archaea y del dominio Bacteria son diferentes tipos de procariotas, mientras que el dominio Eukarya engloba todos los eucariotas.

## El dominio Archaea y el dominio Bacteria son dos grupos de procariotas muy diferentes

Puede parecer extraño que dos de los tres dominios de la vida estén formados por criaturas microscópicas. Después de todo, una persona común probablemente piense que «una bacteria es una bacteria». Sin embargo, desde finales de la década de 1970, los estudios moleculares de las secuencias de ADN y ARN revelaron que los procariotas que vivían en condiciones extremas, como medios muy calurosos o muy salinos, difieren de manera significativa en su estructura celular, particularmente, en su ARN, de otros procariotas. En un principio, estos procariotas se denominaban «arqueobacterias» («archaebacteria»), y los otros «eubacterias» («bacterias verdaderas»). Sin embargo, la mayoría de los sistemáticos hoy creen que los organismos archaea son tan distintos que ni siquiera deberían ser considerados un tipo de bacteria. De hecho, en algunos aspectos de la estructura del ADN y ARN, los organismos archaea son tan diferentes de las bacterias como lo somos nosotros. Por ello, los dos «súper-reinos» de procariotas se denominan dominio Archaea y dominio Bacteria.

Los sistemáticos no se muestran de acuerdo con respecto a la evolución de archaea y de las bacterias, pero es obvio que las historias evolutivas de ambos, archaea (del griego *archaios*, «antiguo») y las bacterias, son muy largas. Los procariotas son los organismos más antiguos de la Tierra, con fósiles de 3.500 millones de años de antigüedad.

La clasificación de los procariotas es aún una labor en marcha, que avanza a medida que los sistemáticos descubren nuevas especies y recopilan datos moleculares. Hasta ahora se han descrito unas cuatro mil especies procarióticas, pero pueden existir hasta cuatro millones más. Por ejemplo, los científicos reconocen que el 95% de las bacterias en una muestra de suelo son especies desconocidas. La mayoría de los procariotas conocidos son clasificados como bacterias, pero el debate sobre cómo agruparlos a tenor de las relaciones evolutivas continúa. Se sabe incluso menos de la evolución de archaea, por lo que se trata de clasificar las especies dependiendo del lugar donde viven. Por ejemplo, aquellas que habitan en fuentes termales extremadamente calientes se denominan termófilos extremos («amantes del calor»), mientras que aquellas que viven en medios salinos, como el *Great Salt*

*Lake* (Utah, EE. UU.), se denominan halófilos extremos («amantes de la sal»). No obstante, dicha clasificación no refleja necesariamente las relaciones filogenéticas.

## El dominio Eukarya comprende protistas, animales, hongos y plantas

Como probablemente recordéis del análisis de las células realizado en el Capítulo 2, los eucariotas evolucionaron de los procariotas. A diferencia de los dos dominios de procariotas, los miembros del dominio Eukarya poseen células con un núcleo aislado. Además, al contrario que los procariotas, que son unicelulares, muchos eucariotas son pluricelulares. Los eucariotas son los organismos más estudiados y más conocidos. El dominio Eukarya incluye los reinos Protista, Animalia, Fungi y Plantae. La clasificación de animales, hongos y plantas en tres reinos está bastante bien establecida, pero los sistemáticos discuten cómo dividir los protistas en varios reinos. La Figura 16.9 muestra un esquema general de la evolución de los actuales dominios y reinos.

En la historia de la evolución, los protistas son los eucariotas más antiguos, cuyo origen se remonta a unos 2.100 millones de años. De ellos surgieron los otros organismos eucarióticos: los animales, los hongos y las plantas. El reino Protista incluye al menos a 50.000 especies vivas descritas. En comparación con los otros tres reinos eucarióticos, los protistas son los más diversos en estructura, pues abarcan desde organismos unicelulares, como *Euglena* (*véase* la Figura 16.8), hasta las algas marinas gigantes, denominadas quelpos o laminarias. También varían según sus métodos para obtener alimentos. Algunos son fotosintéticos, como las plantas; algunos absorben el alimento, como los hongos, y otros, como los animales, ingieren el alimento. Algunos, como *Euglena*, utilizan más de un método de nutrición. Dada esta gran variedad, los sistemáticos utilizan datos moleculares y análisis cladísticos para dividir los protistas en varios «reinos candidatos».

El reino Animalia está formado por eucariotas pluricelulares cuyas células, a diferencia de las de los hongos y las plantas, carecen de pared celular. Casi todos los animales ingieren su alimento, y ninguno es fotosintético. Los primeros animales aparecieron hace más de 700 millones de años. Hoy en día, el reino contiene más de un millón de especies y es el que más filos comprende. Como nosotros también somos animales, quizás estemos más familiarizados con este reino. Sin embargo, a primera vista puede que no reconozcamos algunos organismos como animales. Por ejemplo, en ocasiones se cree erróneamente que la anémona de mar es una flor, pero realmente es un depredador carnívoro, que utiliza las púas de sus tentáculos para atrapar pequeños animales marinos. El reino animal es extremadamente diverso; a él pertenecen desde el filo Porifera, conocidos comúnmente como esponjas, hasta el filo Chordata, en el que se incluyen los vertebrados, como nosotros.

El reino Fungi está compuesto por eucariotas que absorben los alimentos en lugar de ingerirlos, como hacen los animales, o producirlos ellos mismos, como hacen las plantas. Un hongo segrega enzimas que digieren el alimento para que el hongo pueda absorberlo. La casi totalidad de los hongos absorben nutrientes de organismos muertos, pero algunos son parásitos de organismos vivos. Al contrario que las plantas, la pared celular de la mayoría de los hongos está compuesta por quitina en vez de celulosa. La mayor parte de los hongos son pluricelulares, pero algunos son unicelulares, como la levadura. Los hongos han existido desde hace al menos 550 millones de años, y actualmente existen más de 60.000 especies. Durante mucho tiempo, se pensó que estaban emparentados con los vegetales, pero las pruebas moleculares actuales demuestran que están mucho más estrechamente ligados a los animales. Muchos hongos provocan enfermedades en las plantas, lo que disminuye considerablemente la producción de alimentos.

El reino Plantae está formado por los eucariotas pluricelulares que conocemos como plantas terrestres. Salvo raras excepciones, las plantas pueden fabricar su propio alimento a través de la fotosíntesis. Además, poseen paredes celulares formadas básicamente por celulosa. Entre las características reproductoras encontramos embriones pluricelulares protegidos en el progenitor femenino y la alternancia de generaciones de organismos haploides y diploides. A tenor de los registros fósiles, las plantas llevan existiendo al menos 450 millones de años, y actualmente existen 300.000 especies vivas. Las clases de plantas principales son los Briófitos, como el musgo; las plantas vasculares sin semillas, como los helechos; las gimnospermas, que son las plantas vasculares con semillas desnudas, como las coníferas, y por último las angiospermas, que son plantas vasculares con las semillas contenidas en frutos. Los siguientes capítulos de esta unidad describirán cada uno de estos tipos de plantas.

Existe una lista de los filos de plantas, hongos y animales, así como de los «reinos candidatos» de protistas y procariotas. Aunque la lista aparece en este libro, debido a la naturaleza dinámica de la clasificación, ciertamente no se trata de una lista inalterable.

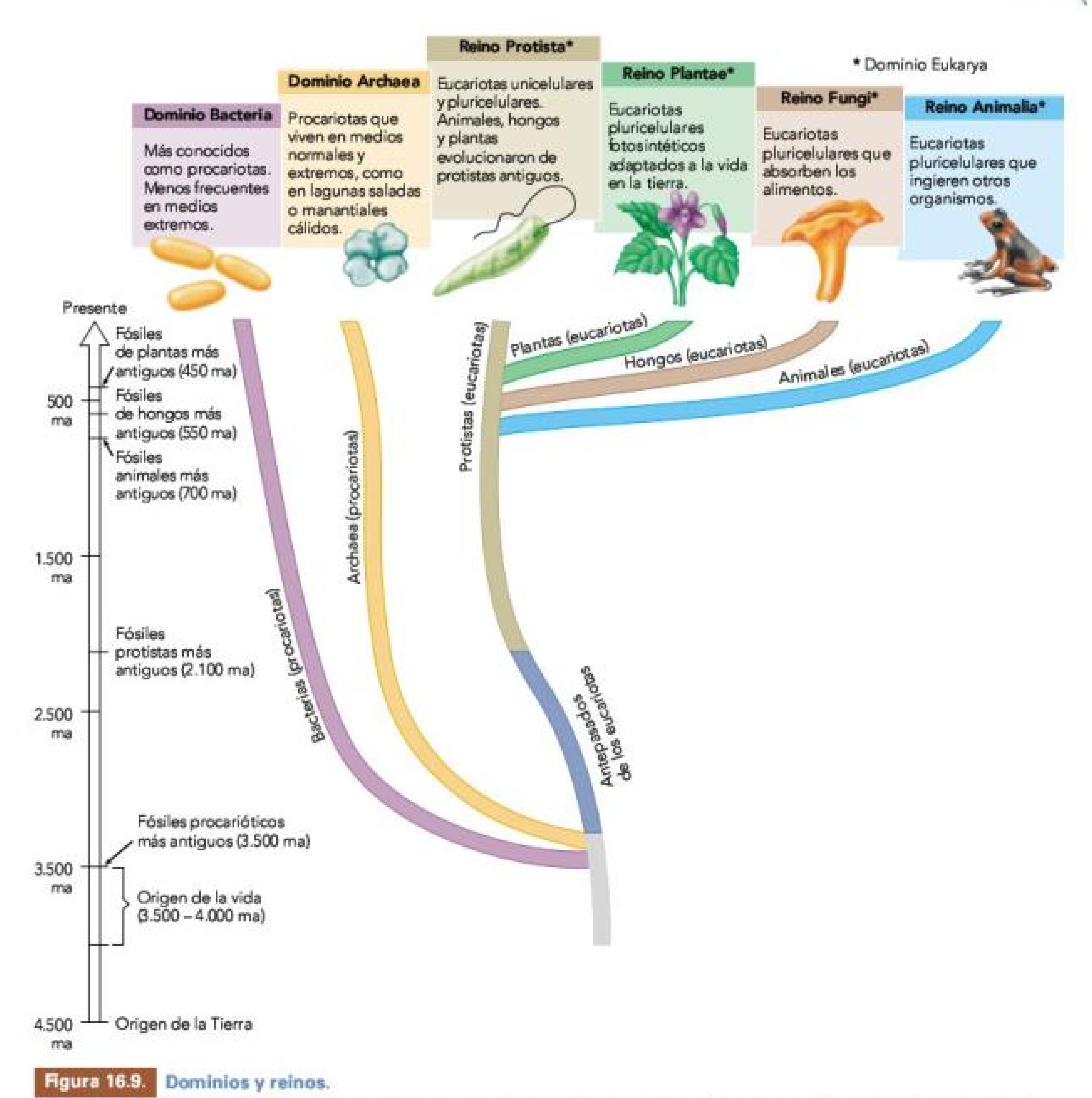



**Figura 16.9.** **Dominios y reinos.**

Este «árbol de la vida» simplificado muestra que los primeros miembros del reino Eukarya fueron los protistas, y que las plantas, los hongos y los animales evolucionaron a partir de los protistas. Todas las ramas de bacterias, archaea, protistas, plantas, hongos y animales corresponden a las fechas de los primeros fósiles conocidos de cada grupo. Los datos moleculares pueden indicar un origen anterior.

## Repaso de la sección

1. **¿Por qué podría considerarse inevitable que el número de reinos varíe?**
2. **¿Cómo explicarías la diferencia entre un dominio y un reino?**
3. **¿Qué características parecen ser las más importantes para distinguir los reinos Animalia, Fungi y Plantae?**

## El futuro de la clasificación

Cuando en 1804, la Expedición Lewis y Clark marchó a explorar el Oeste Americano, parte de su misión consistía en encontrar nuevas especies de plantas y animales. El presidente Thomas Jefferson les ordenó que tomaran nota «de todo lo que fuera digno de atención… el suelo y la superficie del país, el crecimiento y producción de verduras… las fechas en las que cada planta genera o pierde sus flores o sus hojas». Sólo dicha expedición logró recolectar especímenes de 122 especies animales y 155 especies vegetales desconocidas hasta ese momento para los científicos (Figura 16.10). Dos siglos después, la era de los descubrimientos está lejos de su fin. Siguen encontrándose nuevas especies en Estados Unidos y por todo el mundo. Entre tanto, las técnicas modernas, como el uso de datos moleculares, aportan nuevas revelaciones sobre las relaciones evolutivas. El campo de la Taxonomía aún está lleno de sorpresas.

### Hay nuevas especies que esperan ser descubiertas

En los últimos años, los sistemáticos se han embarcado en varios proyectos a gran escala para elaborar una lista y situar en un mapa las especies emplazadas en determinadas áreas geográficas. Algunos proyectos se centran en catalogar todas las especies nativas o localizadas en una zona determinada, como por ejemplo Norteamérica. Un proyecto más general conocido como *All Species Foundation* («Fundación de Todas las Especies») trata de hacer un inventario de todas las especies vivas de la Tierra para el año 2025. Actualmente, se han identificado alrededor de dos millones de especies. Los cálculos sobre el número de especies que quedan por descubrir alcanzan los 100 millones. Dichos cálculos están basados en investigaciones de especies previamente desconocidas halladas en regiones concretas.

La mayoría de las especies que aún no han sido descubiertas viven en las selvas tropicales, que actualmente cubren menos del 2% de la superficie terrestre, pero que podrían contener entre el 50% y el 70% de todas las especies del planeta. Sin embargo, las selvas tropicales están siendo destruidas a una velocidad alarmante, y se calculan pérdidas de entre unos 134.600 y 318.500 kilómetros cuadrados al año. Por ejemplo, la Academia Nacional de las Ciencias de Estados Unidos calcula una pérdida anual de alrededor de 202.000 kilómetros cuadrados, más o menos un área equivalente a la superficie de la mitad de España. En el año 2020, entre el 80% y el 90% de las selvas tropicales podrían haber desaparecido. A medida que se destruye su hábitat, muchas especies podrían extinguirse incluso antes de que los científicos sepan que existen.



**Figura 16.10.** ***Mimulus lewisii.*** De los tantos descubrimientos botánicos de Meriwether Lewis y William Clark, algunos deben su nombre a sus descubridores. *Mimulus lewisii*, también conocido como mímulo rosa, es originario de las cotas medias y altas de Sierra Nevada, cordillera ubicada principalmente en el Estado de California, y de las cotas más elevadas de las Montañas Rocosas.

## Los sistemáticos investigan la especiación activa

Además de descubrir especies que ya existen, los sistemáticos observan el proceso de especiación activa. El mundo es un gran laboratorio de formación de especies, a medida que grupos concretos de organismos se aíslan reproductivamente. Por ejemplo, los caballos y los burros pueden cruzarse. Sin embargo, el hecho de que su descendencia, mulas o asnos, no suele ser fértil indica que los caballos y los burros se están aislando reproductivamente unos de otros. Por consiguiente, los caballos (*Equus caballus*) y los burros (*Equus asinus*) ya están clasificados como especies independientes.

De igual manera, los vegetales aportan innumerables muestras del proceso de especiación. Tomemos como ejemplo a Madiinae (Asteráceas), 28 especies de plantas con flores hawaianas estrechamente emparentadas, conocidas en inglés como *silversword alliance* (Figura 16.11). Estas plantas, que se dividen en tres géneros, *Argyroxiphium*, *Dubautia* y *Wilkesia*, evolucionaron a partir de una especie, probablemente originaria de California, que colonizó las islas. Durante varios millones de años, un período de tiempo relativamente corto para la evolución, estas especies colonizadoras evolucionaron de manera diferente en cada isla hawaiana, e incluso dentro de una misma isla, debido a las diferencias medioambientales entre selvas tropicales, pantanos, planicies áridas y lava recientemente depositada. Las 28 especies de madias abarcan desde trepadoras a árboles de altura, pasando por diferentes tipos de arbustos. Según parece, la mayoría de las especies, si no todas, pueden cruzarse con especies diferentes, cuya descendencia presenta distintos grados de fertilidad.

Como recordaréis del Capítulo 15, la especiación en las plantas puede darse a través de los denominados «cruzamientos amplios» entre diferentes especies e incluso distintos géneros. Dichos cruzamientos tienen lugar en la naturaleza y son los responsables del origen del trigo. Los híbridos creados por cruzamientos amplios son estériles, salvo que los cromosomas se dupliquen de manera espontánea, en cuyo caso se crea una nueva especie. La especiación en las plantas también tiene lugar si la duplicación de cromosomas se produce de manera espontánea en una especie. Durante los años venideros, seremos testigos de un rápido aumento de la información acerca del desarrollo de nuevas especies.

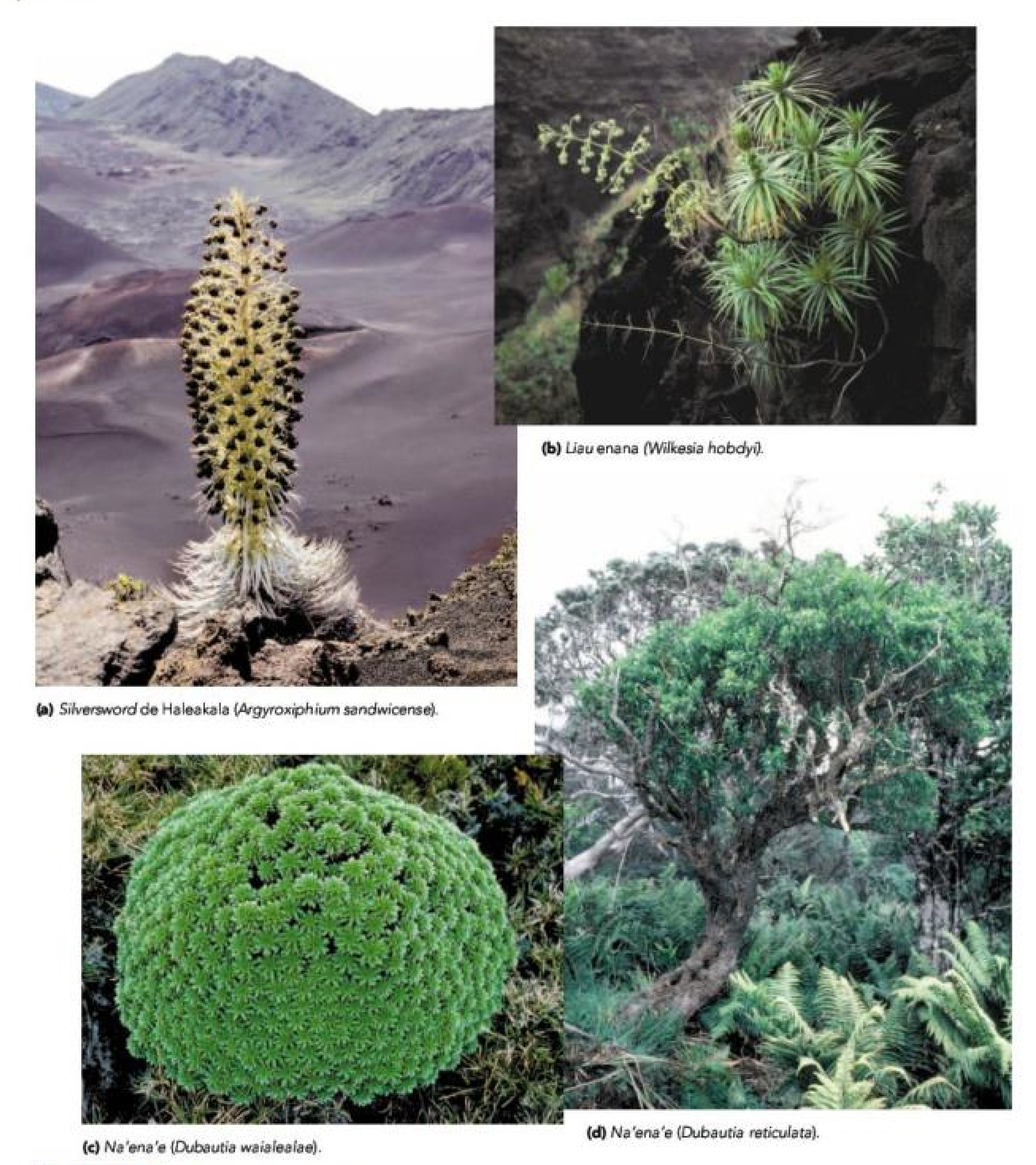
## Los datos moleculares continuarán facilitándonos un mejor entendimiento de la evolución

Como hemos leído, nuestra capacidad para secuenciar los aminoácidos en las proteínas y los nucleótidos en el ADN y el ARN ha supuesto un notable aumento en la cantidad y la precisión de la información que podemos obtener de las especies vivas. Conforme estén a nuestra disposición los datos moleculares de más especies, los sistemáticos adquirirán un mayor entendimiento de su evolución. Por ejemplo, sabrán la secuencia de nucleótidos completa de determinados genes de muchos vegetales y podrán calcular los relojes moleculares de más organismos.

Aunque, con frecuencia, los datos moleculares están incompletos y sujetos a diferentes interpretaciones, pueden aportar una amplia información sobre las relaciones evolutivas, que no está al alcance mediante otros métodos. Por ejemplo, las comparaciones de ADN, ARN y proteínas indican, clara y sorprendentemente, que los hongos están mucho más estrechamente relacionados con los animales que con las plantas. Además, a medida que su clasificación continúa siendo revisada, los datos moleculares pueden ayudar a aclarar las relaciones entre los muchos filos de protistas. Es más, algunos animales, plantas y hongos se irán reclasificando como resultado de nuevos descubrimientos recogidos de los datos moleculares. La comparación entre los genes y las proteínas de los organismos puede ayudar a los sistemáticos a evaluar las clasificaciones competidoras derivadas de otros métodos, lo que suele dejar las relaciones evolutivas propuestas en una posición más segura.

## La clasificación de organismos posee beneficios prácticos

La clasificación y conservación de las especies puede tener numerosos beneficios médicos. Por ejemplo, la identificación de plantas estrechamente relacionadas puede ayudar a descubrir fuentes de medicinas. Si una determinada especie contiene un compuesto químico utilizado como medicina, una especie emparentada puede tener ese mismo compuesto. Hoy en día, alrededor del 25% de todas las prescripciones médicas contienen un producto obtenido directamente de las plantas, y las especies aún por descubrir pueden ser fuente potencial de medicinas. Los campos de la Medicina y la Patología Vegetal pueden también verse beneficiados por la clasificación de procariotas, muchos de los cuales provocan enfermedades.



**(a)** *Silversword* de Haleakala (*Argyroxiphium sandwicense*).

**(b)** *Liau* enana (*Wilkesia hobdyi*).

**(c)** Na'ena'e (*Dubautia waialealae*).

**(d)** Na'ena'e (*Dubautia reticulata*).

**Figura 16.11.** ***Silversword alliance.***

Estas plantas estrechamente emparentadas, conocidas comúnmente como madias, varían significativamente en estructura como resultado de haber evolucionado en distintos medios de las Islas Hawaii. Aunque aún pueden cruzarse entre sí, si se los congrega en un espacio común, se observa que muchas de las poblaciones están convirtiéndose en especies diferentes.

La Botánica Sistemática o Sistemática Vegetal también puede ayudar a aumentar la productividad agrícola. Los estudios de clasificación ayudan a localizar los parientes silvestres de las plantas cultivadas. Los genes de estos parientes silvestres que muestran resistencia a enfermedades o estrés medioambiental pueden transferirse a las plantas de cultivo, mediante cruzamiento tradicional o mediante Ingeniería Genética. Asimismo, el descubrimiento de nuevas especies de plantas puede generar nuevos cultivos y añadir así más variedad a las restringidas dietas de la mayoría de la población mundial. Igualmente, el descubrimiento de nuevos cultivos farmacéuticos o alimenticios puede permitir el sustento de los agricultores que los vendan como cultivos de exportación.

La información que los sistemáticos recopilan sobre diferentes tipos de organismos también puede ayudar a proteger a las especies de la extinción. Por ejemplo, los proyectos de catalogación revelarán la localización y el tamaño de las poblaciones de especies que estén en vías de extinción y deberían incluirse en las listas de especies en peligro de extinción o amenazadas. Esta información puede ser utilizada por los planificadores urbanos y por los directores de parques o reservas naturales. Lo que piensan muchos sistemáticos es que sabemos que la actividad humana está causando la extinción de especies, pero no tenemos una conciencia clara de «lo que hay ahí fuera». Incluso en regiones muy pobladas, ocasionalmente se descubren nuevas especies.

Mientras se sigan descubriendo nuevas especies y se aporten nuevos datos de especies ya conocidas, la clasificación científica seguirá siendo un campo dinámico de estudio. En los capítulos restantes de esta unidad sobre la evolución y la diversidad, estudiaremos con más detalle la rica variedad existente de procariotas, protistas, hongos y plantas.

## Repaso de la sección

1. **¿Por qué la clasificación científica es un campo dinámico de estudio?**
2. **¿Por qué son los datos moleculares importantes para el futuro de la clasificación?**
3. **¿Cómo explicarías la importancia de la clasificación de las especies?**

# RESUMEN

Los científicos clasifican los organismos utilizando caracteres o rasgos heredados. El estudio moderno de las relaciones evolutivas se denomina Sistemática, que incluye a la Taxonomía, encargada de la nomenclatura y clasificación de las especies.

## Clasificación predarwiniana

**La clasificación de organismos data de la antigüedad (pág. 395)**

Los primeros sistemas de clasificación se basaron en las necesidades prácticas, como el uso de los vegetales como medicinas. Las descripciones de plantas en herbarios contribuyeron al desarrollo de un sistema científico de clasificación.

**Linneo estableció las bases de la nomenclatura moderna de las especies (págs. 395-398)**

Linneo popularizó el sistema de nomenclatura científica utilizado hoy en día. El nombre científico de una especie, llamado binomial, tiene dos partes: el nombre del género y el epíteto específico.

## Clasificación y Evolución

Con anterioridad a Darwin, la mayoría de los científicos asumían que las especies no cambiaban. Cuando se aceptó la teoría de la evolución, la clasificación se centró en la Filogenia, la historia evolutiva de las especies relacionadas. Como el registro fósil está incompleto, los sistemáticos utilizaron métodos indirectos para establecer hipótesis acerca de las relaciones evolutivas.

**Los sistemáticos utilizan un repertorio de caracteres para clasificar los organismos (págs. 399-401)**

La Taxonomía moderna utiliza caracteres relacionados con la estructura, la función, los ciclos vitales y los datos moleculares, como las secuencias de nucleótidos del ADN y del ARN, y las secuencias de aminoácidos de las proteínas.

**Los datos moleculares desempeñan un papel substancial en la clasificación filogenética (pág. 401)**

Las comparaciones entre el ADN, el ARN y las proteínas aportan pruebas irrefutables acerca del parentesco cercano entre organismos. Las secuencias de aminoácidos de las proteínas pueden servir como relojes moleculares para calcular el momento en el que varias especies divergieron en su evolución. Cada vez

más, los sistemáticos también analizan secuencias parciales y completas de ADN y de ARN. Las mutaciones y los datos incompletos pueden complicar el análisis molecular.

**Los organismos están clasificados en una jerarquía (págs. 401-403)**
Las principales categorías de clasificación son los dominios, reinos, filos, clases, órdenes, familias, géneros y especies. Un taxón es un determinado grupo de cualquier nivel.

**Los sistemáticos establecen hipótesis acerca de las relaciones evolutivas (págs. 403-405)**
Todos los árboles filogenéticos (diagramas de relaciones evolutivas) son hipótesis. Los sistemáticos distinguen entre homologías, o similitudes heredadas de un antepasado común, y analogías, o similitudes que son el resultado de una evolución convergente. La Cladística diferencia entre caracteres primitivos compartidos (homologías heredadas de un antepasado lejano) y caracteres derivados compartidos (homologías exclusivas de un grupo concreto).

**Los cladogramas son diagramas ramificados que muestran las relaciones evolutivas (págs. 405-407)**
La Cladística utiliza cladogramas, diagramas ramificados que muestran las relaciones evolutivas. Un clado está formado por un antepasado y todos sus descendientes. La Cladística se rige por el principio de parsimonia, que asume que el camino evolutivo más probable es el que implica el menor número de cambios.

**Los sistemáticos no suelen ponerse de acuerdo acerca de cómo clasificar los organismos (pág. 407)**
Los sistemáticos pueden discrepar sobre si los organismos son especies independientes o no. Los «separatistas» son los partidarios de un mayor número de especies, mientras que los «unionistas» se decantan por un menor número de especies. También existen desavenencias sobre los caracteres que mejor reflejan las relaciones filogenéticas.

## Principales grupos de organismos

**Los sistemáticos han revisado el número de reinos (págs. 408-409)**
Hasta mediados del siglo XIX, los organismos se clasificaban como vegetales o animales. Para distinguir los hongos, las bacterias y los organismos denominados protistas, se extendió un sistema de cinco reinos: Animalia, Fungi, Plantae, Protista y Monera. El reino Protista englobaba a los eucariotas que no eran animales, hongos o plantas. El reino Monera incluía a todos los procariotas.

**Los datos moleculares han servido para identificar unos «súper-reinos», llamados dominios (pág. 409)**
La mayoría de los sistemáticos han adoptado actualmente un sistema formado por tres dominios, basado en diferencias moleculares. Los dominios Archaea y Bacteria están formados por distintos tipos de procariotas, mientras que el dominio Eukarya engloba todos los eucariotas.

**El dominio Archaea y el dominio Bacteria son dos grupos de procariotas muy diferentes (págs. 409-410)**
El dominio Archaea comprende a los procariotas que viven en condiciones extremas, como en entornos muy calurosos o muy salinos. El dominio Archaea difiere en su ADN y en su ARN de las bacterias tanto como los eucariotas.

**El dominio Eukarya comprende protistas, animales, hongos y plantas (pág. 410)**
Los sistemáticos evalúan cómo dividir el reino Protista en varios reinos. El reino Animalia está formado por eucariotas pluricelulares que ingieren el alimento. El reino Fungi está formado por eucariotas que absorben el alimento y poseen paredes celulares compuestas de quitina. El reino Plantae está formado por eucariotas pluricelulares fotosintéticos, con paredes celulares compuestas de celulosa y embriones pluricelulares protegidos dentro del progenitor femenino.

## El futuro de la clasificación

**Hay nuevas especies que esperan ser descubiertas (pág. 412)**
Los sistemáticos están catalogando las especies conocidas y descubriendo otras nuevas. La mayoría de las especies no descubiertas habitan en las selvas tropicales. La mayoría de las especies procarióticas están aún por descubrir.

**Los sistemáticos investigan la especiación activa (pág. 413)**
Actualmente, muchos grupos de organismos experimentan el proceso de especiación o aislamiento reproductivo.

**Los datos moleculares continuarán facilitándonos un mejor entendimiento de la evolución (pág. 413)**
Los datos moleculares ayudarán a los sistemáticos a comprender la evolución de las especies, a clarificar las relaciones entre filos, y darán lugar a la reclasificación de muchos organismos.

**La clasificación de organismos posee beneficios prácticos (págs. 413-415)**
La clasificación puede identificar fuentes de medicinas, aumentar la productividad de los cultivos mediante la identificación de plantas silvestres cuyos genes pueden mejorar los cultivos emparentados con ellos, e identificar las especies en peligro de extinción.

## Cuestiones de repaso

1. Explica por qué los términos *Sistemática Vegetal* y *Taxonomía Vegetal* no son sinónimos.

2. ¿Qué es lo que constituye una aproximación científica a la clasificación de organismos? ¿En qué difiere de una aproximación pragmática, como la clasificación de los vegetales en los herbarios medievales?
3. ¿Por qué Linneo era científico en su método de clasificación? ¿Cuál fue el significado histórico del trabajo de Linneo?
4. Explica la importancia de la nomenclatura científica de las especies.
5. ¿De qué manera revolucionó la teoría de la evolución la clasificación de organismos?
6. ¿Cómo se podrían aplicar los términos *estático* y *dinámico* a la hora de contrastar el punto de vista de Linneo con la clasificación filogenética?
7. ¿Por qué los datos moleculares son considerados la herramienta taxonómica más importante?
8. ¿Cuáles son algunos de los caracteres utilizados para clasificar los organismos? ¿Por qué crees que existe un gran número de caracteres que deben ser analizados?
9. Explica cómo se utiliza una jerarquía para clasificar las plantas y otros organismos.
10. ¿Por qué crees que gran parte del sistema de clasificación de Linneo puede utilizarse aún hoy en día, aunque no estaba basado en las relaciones filogenéticas?
11. Explica la importancia de recolectar especímenes tipo.
12. ¿Cuáles pueden ser algunas de las deficiencias de una visión de clasificación únicamente cuantitativa, es decir, centrada solamente en comparar números totales de similitudes?
13. Explica por qué la evolución convergente acarrea problemas para los sistemáticos.
14. ¿Por qué podría decirse del análisis cladístico que «no todos los caracteres se consideran equivalentes»?
15. Si utilizaras un libro que identifica las flores por su color, ¿dirías que semejante método es filogenético? Justifica tu respuesta.
16. Explica por qué no se puede definir un cladograma como un diagrama del «árbol de la vida».
17. Aporta algunos ejemplos para ilustrar la diferencia entre un carácter primitivo compartido y un carácter derivado compartido.
18. ¿Por qué crees que surgen discrepancias en la clasificación de organismos, como las que surgen entre los «separatistas» y los «unionistas»?
19. Describe cómo y por qué la clasificación de los grupos de organismos principales se ha vuelto cada vez más compleja, a la vez que se mantiene algo laxa.
20. ¿A qué desafíos se enfrentarán los sistemáticos en el futuro?

## Cuestiones para reflexionar y debatir

1. Algunos caracteres en las flores de dos especies indican que ambas están emparentadas, mientras que otros caracteres demuestran que no lo están. Enuncia algunos posibles ejemplos de cada caso y explica por qué pueden aparecer ambos tipos de rasgos.
2. ¿Qué rasgos esperarías encontrar en las plantas de la tundra ártica que pudieran atribuirse a la evolución convergente?
3. Has identificado diez poblaciones de chopos que habitan en regiones separadas. ¿Cómo determinarías si cada población es una especie independiente?
4. ¿Crees que con el tiempo los datos moleculares harán que otros tipos de análisis se consideren irrelevantes? ¿Por qué o por qué no?
5. ¿Cualquier árbol filogenético será siempre considerado una hipótesis? Justifica tu respuesta.
6. Explica la siguiente frase: «Un cladograma puede parecer sencillo, pero no es fácil de crear».
7. ¿Crees que el principio de parsimonia es lógico con respecto a la evolución? Razona tu respuesta.
8. ¿Por qué crees que hay tantas discordancias sobre la clasificación de organismos?
9. ¿Crees que algún día habrá un número final de reinos? Razona tu respuesta.
10. Algunas personas dicen que la Taxonomía es como la Filatelia. ¿Estás de acuerdo? Justifica tu respuesta.
11. Utiliza la tabla de caracteres que encontrarás debajo para construir el cladograma más parsimonioso, que muestre las relaciones evolutivas entre los grupos de vegetales que aparecen listados.

| | Coníferas | Dicotiledóneas | Monocotiledóneas | Musgos | Líquenes | Helechos | Antepasado de las algas verdes |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Tejidos vasculares | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| Heterosporia | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Vasos xilemáticos | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Número de cotiledones | 3 | 2 | 1 | 0 | 2 | 0 | 0 |
| Flores | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Retención del zigoto y embrión | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 |

## Conexión evolutiva

Durante el estudio de dos plantas con flores pertenecientes a dos órdenes distintos *Solanum tuberosum* (*véase* la Figura 16.3) y *Stellaria media* (Familia Cariofiláceas o Caryophyllaceae, Orden Caryophyllales), observas que ambos vegetales poseen pétalos muy lobulados. ¿Qué pruebas necesitarías para determinar si esto representa una homología o una analogía?

## Para saber más

Albert, Susan Wittig. *Chile Death*. New York: Berkley Publishing, 1998. Este libro pertenece a una recomendable serie de novelas de misterio relacionadas con las plantas.

Ambrose, Stephen E. Lewis and Clark: *Voyage of Discovery*. Washington, DC: National Geographic, 2002. Éste es uno de los mejores libros sobre Lewis y Clark. Igualmente, en muchas bibliotecas está disponible un excelente vídeo de Ken Burns.

Judd, Walter, Christopher Campbell, Elizabeth Kellogg, Peter Stevens y Michael Donoghue. *Plant Systematics–A Phylogenetic Approach*. 2.ª ed. Sunderland, MA: Sinauer Associates, 2002. Una visión comprensible del mundo vegetal desde el punto de vista de un sistemático.

Poe, Edgar Allan. *Cuentos, 1 (Traducción de Julio Cortázar)*. Madrid: Alianza Editorial, 2003. Primero de los dos volúmenes que recogen los 67 relatos publicados por Poe a lo largo de su vida, soberbiamente traducidos por Julio Cortázar.

Whitmore, Timothy. *An Introduction to Tropical Rain Forests*. 2.ª ed. Nueva York: Oxford University Press, 1998. Este libro aúna la biología de las selvas tropicales con los posibles escenarios para impedir la extinción de especies.

17

# Virus y procariotas



Un tumor de *Agrobacterium tumefaciens* en un tallo de *Kalanchoe*.

Hasta hace poco, los virus y los procariotas se estudiaban fundamentalmente porque provocan enfermedades en los humanos, el ganado y las plantas de cultivo. Por ejemplo, sabemos que existen más de cuatrocientos tipos de virus que provocan enfermedades en el ser humano. Aunque puede parecer más importante comprender y curar las enfermedades humanas, combatir las enfermedades en los animales y vegetales del mundo agrícola es igualmente importante, porque ellos nos suministran nuestro alimento. Las enfermedades provocadas por virus, procariotas y hongos destruyen entre un 10% y un 22% de los cultivos del mundo cada año.

En la última mitad del siglo XX, los biólogos han utilizado ampliamente los virus y los procariotas en la investigación básica destinada a comprender el desarrollo, la fisiología, la genética y la bioquímica de muchos organismos. Los estudios de los genes y las enzimas de virus y procariotas han aportado algunas de las herramientas esenciales de la Ingeniería Genética. Por ejemplo, las enzimas de restricción producidas por las bacterias para destruir el ADN de los virus invasores son componentes claves de las técnicas de secuenciación de genomas y de aislamiento de genes específicos. Asimismo, comprender el proceso por el que el procariota *Agrobacterium tumefaciens* infecta a un vegetal para producir el tumor de la agalla de la corona en el tallo dio lugar al descubrimiento del plásmido Ti, hoy utilizado comúnmente como vector para introducir genes ajenos en las plantas de cultivo. La bacteria infecta a los miembros de la familia de las rosas en la región de la corona, donde el tallo emerge del suelo. El proceso de infección engloba la inserción de ADN del plásmido Ti (inductor del tumor) en los cromosomas del vegetal. Los ingenieros genéticos se benefician de este hecho y crean plásmidos desactivados que no provocan la enfermedad, sino que transfieren genes valiosos y útiles.

Otro ejemplo del uso de procariotas en la Ingeniería Genética viene de los estudios de procariotas, que, junto con las algas, producen los bellos colores de las aguas termales. En la década de 1960, mientras realizaban un estudio básico de *Thermus aquaticus*, un procariota de aguas termales hallado en el Parque Nacional de Yellowstone, los científicos descubrieron que poseía una forma de ADN-polimerasa (denominada *Taq-polimerasa*) que mantiene sus enzimas activas a altas temperaturas. La Taq-polimerasa se utiliza hoy en todo el mundo en la reacción en cadena de la polimerasa (PCR), que replica ADN a través de ciclos repetidos de calentamiento y enfriamiento. Una compañía suiza patentó la Taq-polimerasa, por cuyas ventas obtiene al año unos beneficios de unos 250 millones de euros. El desarrollo futuro de recursos biológicos provenientes de Yellowstone implicará «acuerdos de beneficio compartido», gracias a los cuales el Parque Nacional se beneficiará del desarrollo y las ventas de los productos. Es posible que otras áreas naturales amenazadas, como las selvas, pudieran gestionarse de igual manera, proporcionando beneficios tanto de conservación como económicos para las compañías.

Los procariotas de aguas termales suelen ser muy coloridos y por tanto son fáciles de localizar, pero la mayoría aún no han sido estudiados en profundidad. Otros muchos procariotas son invisibles y se desconocen. Los microbiólogos calculan que más del 95% de los tipos de procariotas que habitan el suelo no ha sido identificado. No sabemos nada del modo de nutrición de estos organismos, de su papel en la ecología del suelo o de su uso potencial en la Medicina, la industria o la investigación.

En este capítulo investigaremos la diversidad de los virus y procariotas. Después de examinar su forma y función, analizaremos la repercusión que tienen en la vida de las plantas.



Piscina natural *Morning Glory* en el Parque Nacional de Yellowstone.

LAS PLANTAS Y LAS PERSONAS

## El descubrimiento de virus en el tabaco

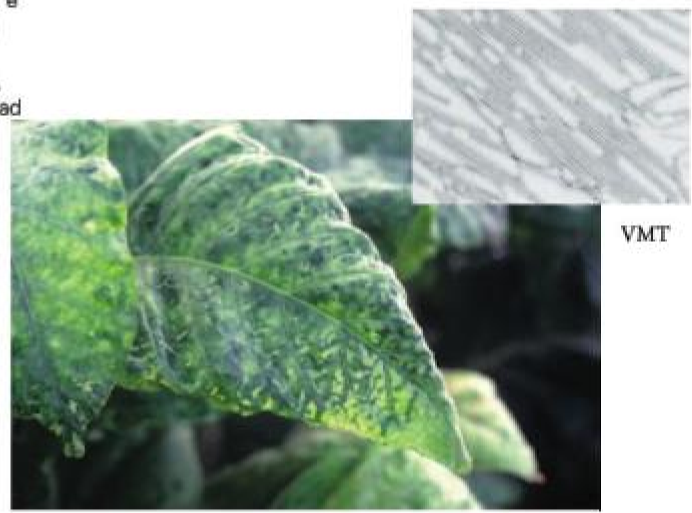
La historia del descubrimiento de virus aporta un ejemplo interesante y típico de la lenta acumulación de conocimientos científicos que, por ende, da lugar a un mayor entendimiento. En 1883, Adolf Mayer, un científico alemán, estaba investigando la causa de la enfermedad del mosaico del tabaco, que origina plantas atrofiadas con hojas moteadas y descoloridas. Mayer encontró que podía transferir la enfermedad a ejemplares sanos rociándolos con savia extraída de un vegetal infectado. Concluyó que la enfermedad estaba causada por bacterias demasiado pequeñas para detectarlas con un microscopio.

En 1884, Charles Chamberland, un colega de Louis Pasteur, inventó el filtro bacteriano de porcelana. En 1892, Dmitri Iwanovski, un científico ruso, hizo pasar savia de plantas infectadas a través de uno de los filtros de Chamberland. El agente infeccioso pasó sin problemas, e Iwanovski también concluyó que estaba trabajando con bacterias diminutas.

En 1898, Martinus Beijerinck, un científico holandés, descubrió que el patógeno responsable de la enfermedad del mosaico del tabaco no se diluía cuando pasaba de vegetal a vegetal en la savia. Por consiguiente, el agente infeccioso debió de haberse reproducido en cada vegetal y no se trataba simplemente de una toxina química. Beijerinck demostró que el agente infeccioso se reproducía sólo en las células vivas aunque podría sobrevivir durante un largo tiempo cuando éstas se secaban. Propuso entonces que una bacteria filtrable estaba implicada. Allá por 1900, Friedrich Loeffler y Paul Frosch en Alemania demostraron que un agente infeccioso filtrable era la causa de la fiebre aftosa en el ganado. Walter Reed llegó a la misma conclusión con la fiebre amarilla.

Después de la I Guerra Mundial, Felix d'Herelle demostró la existencia de los bacteriófagos, virus que infectan las bacterias. Esparció un líquido que contenía virus en una capa de bacterias sobre agar y observó que se formaban espacios vacíos con rapidez. Cada uno de estos espacios contenía células bacterianas rotas, debido a la presencia de uno o más bacteriófagos.

En 1935, el americano Wendell Stanley cristalizó partículas del virus del mosaico del tabaco (VMT), el agente infeccioso en la enfermedad del mosaico del tabaco. Determinó que las partículas estaban compuestas de proteínas. Los ácidos nucleicos en el VMT fueron descubiertos más tarde por Friederick Bawden y Norman Pirie. En 1955, Rosalind Franklin y otros expertos visualizaron el VMT utilizando microscopía de difracción de rayos X y electrónica. En 1956, Heinz Frankel-Conrat y sus colaboradores descubrieron la infecciosidad del ARN del VMT.



VMT

Una planta del tabaco infectada con la enfermedad del mosaico.

# Los virus y el mundo botánico

Cuando la mayoría de las personas oyen hablar de virus, piensan en enfermedades víricas que afectan a la salud humana. No en vano, la palabra *virus* procede de la raíz latina que significa «veneno». No obstante, los virus infectan a todos los organismos, incluidas las bacterias. Los virus que infectan los cultivos agrícolas disminuyen sustancialmente su rendimiento e incrementan los costes de producción. La clave para controlar las enfermedades víricas es comprender la genética, fisiología y bioquímica de los virus.

## Un virus es un complejo de ácidos nucleicos y proteínas que se reproduce en el interior de las células

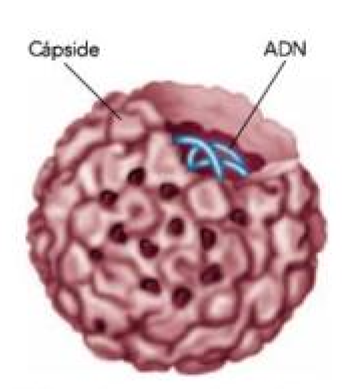
Los primeros microbiólogos creían que los virus eran pequeñas bacterias porque provocaban enfermedades como lo hacían éstas, aunque no podían ser vistos con un microscopio óptico y atravesaban los filtros que retenían a la mayoría de las bacterias. Los científicos no descubrieron

la naturaleza real de los virus hasta 1935, cuando se cristalizaron partículas del virus del mosaico del tabaco de un vegetal infectado (*véase* el cuadro *Las plantas y las personas* en la página anterior). Hoy sabemos que los virus son diferentes a las bacterias y a todos los otros organismos. La mayoría de los virus tienen sólo entre 20 y 60 nanómetros de diámetro, luego su tamaño es inferior (menos de la mitad) que el de las células más pequeñas. Aunque los virus presentan una variedad de formas (Figura 17.1), la mayoría constan de sólo dos tipos de moléculas: ácido nucleico, ya sea ARN o ADN, y proteínas, que forman una capa externa o cápside. Algunos virus también poseen una membrana, denominada, *envoltura vírica* (también viral), que rodea a la cápside. Esta envoltura vírica está compuesta de lípidos y proteínas. El ácido nucleico de un virus codifica para entre 3 y 200 proteínas. Los virus no poseen orgánulos u otras estructuras celulares y sólo pueden reproducirse en el interior de las células de organismos, incluidas las plantas. Debido a su simplicidad molecular y a su incapacidad para realizar cualquier función vital fuera de las células vivas, generalmente los virus no se clasifican como seres vivos. Algunos científicos especulan sobre si los virus podrían haber evolucionado a partir de plásmidos o transposones. El análisis de las secuencias de nucleótidos presentes en los ácidos nucleicos víricos debería aportar pistas valiosas acerca de la evolución de los virus.

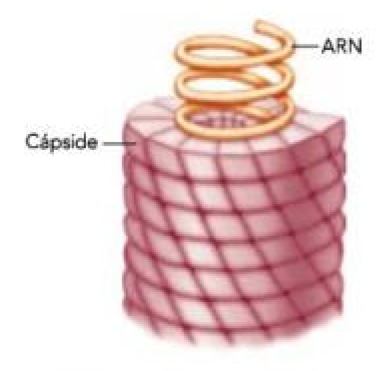
Los virus mejor conocidos en lo que a su ciclo reproductor y genética se refiere son aquellos que infectan las bacterias. Dichos virus se denominan *bacteriófagos* (literalmente, «comedores de bacterias») o, abreviadamente, *fagos*. Los bacteriófagos pueden reproducirse mediante dos mecanismos posibles: el ciclo lítico y el ciclo lisogénico (Figura 17.2).

En un **ciclo lítico** normal, un virus se adhiere por su cápside a los sitios de unión de la membrana plasmática de la célula huésped. A continuación, el ADN vírico se introduce en la célula y es transcrito, y el ARN resultante es traducido. El ADN contiene genes para una proteína de la cápside o más, y, en algunos casos, para las enzimas necesarias para fabricar nuevos virus. El ADN vírico también se replica. El virus utiliza la maquinaria metabólica de la célula huésped, así como sus aminoácidos y ácidos nucleicos, para sintetizar muchas copias de la cápside y del ADN vírico, que se unen para formar nuevos virus. La célula huésped termina por romperse o lisarse, y los nuevos virus son liberados y pasan a infectar a otras células.

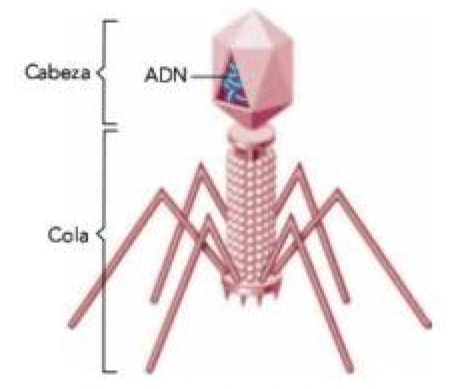
El **ciclo lisogénico** se diferencia del ciclo lítico en que el ADN vírico se incorpora al cromosoma de la célula huésped, pero los genes víricos que codifican para las proteínas de la cápside no se transcriben, y no se producen nuevos virus. El ADN vírico se copia cuando el cromosoma bacteriano se replica con anterioridad a la división celular y cada célula hija recibe una copia del ADN vírico. De este modo, la información genética del virus se mantiene dentro del genoma de la célula huésped y su progenie. Los virus que acceden a un ciclo lisogénico pueden soportar los períodos en los que las bacterias están latentes, como cuando no hay alimentos disponibles. En estas circunstancias las bacterias suelen destruir su ARNm y sus proteínas, por lo que los virus no tendrían materias primas con las que producir nuevos virus. Cuando las condiciones ambientales mejoran, las bacterias retoman un meta-




(a) El virus del mosaico de la coliflor posee una cobertura proteínica poliédrica (cápside) que rodea a una molécula de ADN.




(b) El virus del mosaico del tabaco es una molécula de ARN enrollada y de una sola hebra, en el interior de una cápside alargada y en forma de barra.




(c) En el bacteriófago T4, la cápside está compuesta de una cabeza poliédrica y un complejo aparato de cola.

**Figura 17.1. Estructura vírica.**

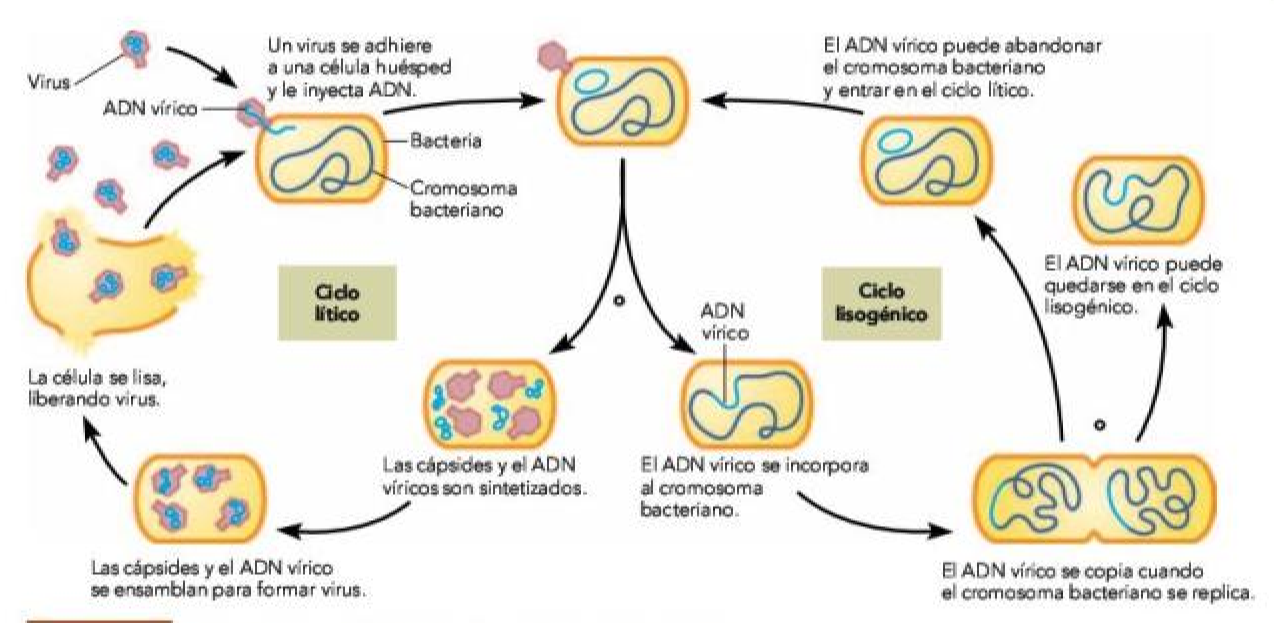



**Figura 17.2.** El ciclo lítico y el ciclo lisogénico de los bacteriófagos.

Después de introducirse en una bacteria, el ADN vírico puede acceder inmediatamente al ciclo lítico y comenzar a dirigir la producción de nuevos virus. De manera alternativa, el ADN vírico puede auto-insertarse en el cromosoma bacteriano y acceder al ciclo lisogénico. En ciertas condiciones, el ADN vírico podría cambiar del ciclo lisogénico al ciclo lítico.

bolismo normal, y el ADN vírico puede abandonar el cromosoma bacteriano y acceder al ciclo lítico. Algunas influencias ambientales, como la radiación o determinados agentes químicos, pueden también ser la causa de un cambio del ciclo lisogénico al ciclo lítico.

Los eucariotas sufren agudas infecciones víricas líticas, así como infecciones víricas persistentes, en las que el virus puede volverse latente o aumentar en número de manera muy lenta. Aún no está claro si este último tipo de infección está causada por los virus del ciclo lisogénico, pues tales infecciones no han sido estudiadas tan bien en los eucariotas como lo han sido en los procariotas.

## Los virus provocan muchas enfermedades graves en las plantas

Más de 500 tipos de virus producen infecciones en los vegetales, limitando considerablemente la producción de cultivos en todo el mundo. Cada virus suele causar enfermedades en varios cultivos diferentes. Las plantas infectadas muestran generalmente síntomas característicos, como decoloraciones o manchas marrones o anillos en las hojas, crecimiento atrofiado de los tallos, flores o raíces dañadas (Figura 17.3). En ocasiones, es difícil determinar si el daño en una planta lo causan virus, otro patógeno como las bacterias o insectos, o una deficiencia mineral en el suelo. Una determinación definitiva de la infección vírica puede hacerse mediante la purificación del virus y la microscopía electrónica, o utilizando sondas de ADN o ARN para genes víricos específicos.

Varios organismos transportan virus de una planta a otra. Los insectos son el vector más común, aunque las aves, los hongos e incluso los humanos pueden también servir de agentes de transmisión. Generalmente, los virus se introducen en las plantas a través de grietas o heridas que rompen las paredes celulares gruesas y la cutícula cerosa de las plantas, que normalmente limitan el acceso de virus a la célula. Otro método de entrada vírica es a través de granos de polen infectados. Los virus se reproducen en las células vegetales mediante un ciclo lítico modificado, en el que las células infectadas no suelen lisarse. En su lugar, los virus suelen extenderse desde una célula a las adyacentes moviéndose a través de los plasmodesmos. También pueden ser capaces de abandonar las células infectadas por exocitosis o brotación. Una vez que los virus se introducen en el floema, pueden extenderse rápidamente a casi cualquier célula de la planta. Normalmente, un virus origina una región de daño localizado denominada *lesión*, seguida de un daño extensivo a medida que el virus se extiende.


(a)

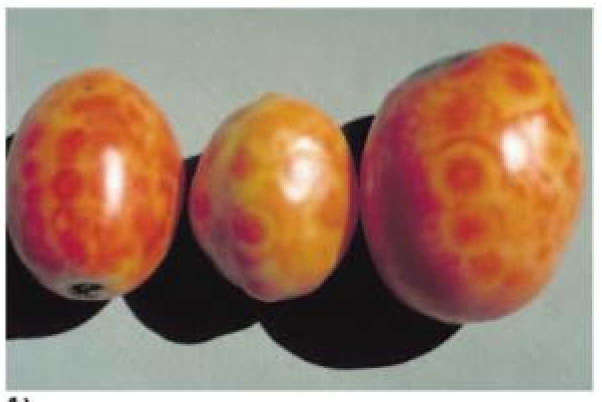
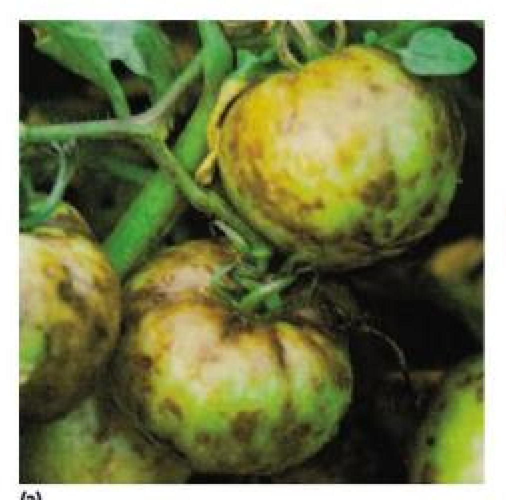

(b)

**Figura 17.3.** **Efectos de las infecciones víricas en los vegetales.**

**(a)** Virus del bronceado del tomate en *Alstroemeria*. **(b)** Manchas en frutas infectadas por el virus del bronceado del tomate.

Tomemos como ejemplo tres familias importantes de virus vegetales para estudiarlas con mayor detalle. *Potyvirus* es una familia muy grande de virus de ARN con forma cilíndrica. Causa diversas enfermedades del mosaico en plantas de cultivo, incluidas la patata, la judía, las habas de soja, la caña de azúcar y los pimientos (Figura 17.4). Las enfermedades se caracterizan por un moteado amarillo en las hojas, los tallos, y los frutos, y pueden extenderse a todas las plantas de un campo. Los vegetales infectados suelen estar atrofiados y producen frutos deformes. Los potyvirus se transmiten de planta a planta por áfidos, y algunos son transportados a campos no infectados dentro de semillas de pies infectados. La destrucción de los vegetales infectados y el uso de insecticidas para eliminar los áfidos sólo retrasan la extensión de la enfermedad.

Los *waikavirus* y *badnavirus* son responsables de varias enfermedades graves en los cereales, incluido el tungro, una enfermedad que actualmente causa las mayores pérdidas en los cultivos de arroz. Provocado por un complejo de ambos virus, el tungro fue identificado científicamente por primera vez en 1965, aunque los agricultores de Filipinas, Malasia, Indonesia, la India y Pakistán lo conocían desde hacía muchos años. Tungro significa «crecimiento degenerado» en ilocano (un dialecto filipino). Los vegetales infectados se atrofian, presentan hojas deformes, amarillas, moteadas y producen muy poco arroz, si no ninguno. La reducción general del rendimiento de las áreas infectadas en Asia varía entre el 10% y el 60%. No existe un tratamiento recomendado para los campos infectados salvo la utilización de insecticidas para acabar con las poblaciones de saltones, que transmiten la enfermedad. La mejor solución para las infecciones persistentes es utilizar germoplasma de arroz, que resista a los virus, a los saltones o a ambos. Puesto que el arroz es el principal alimento de más de 3.000 millones de personas, el tungro posee consecuencias nefastas para la salud. En las regiones don-


(a)


(b)

**Figura 17.4.** ***Potyvirus.***

**(a)** Ataque doble de virus causado por la combinación del virus X de la patata y del virus del mosaico del tabaco, que deja el fruto rugoso, con zonas marrones irregulares. **(b)** Virus del mosaico de la alfalfa en la planta de la patata.

de aparece, el tungro es el factor principal que contribuye a la malnutrición.

Las enfermedades víricas de los vegetales son también muy importantes económicamente. En 2000, el valor de los cultivos vegetales alimenticios en todo el mundo fue de cerca de 1,6 billones de euros. Aproximadamente 654.000 millones del total se perdieron debido a enfermedades (víricas, bacterianas y fúngicas), insecto, y malas hierbas. Las pérdidas varían dependiendo del cultivo y son mayores en los países en desarrollo, en los que las semillas resistentes a enfermedades son caras y difíciles de obtener. Puesto que muchos países traspasan con regularidad la frontera entre el alimento suficiente y el hambre, estas pérdidas de cultivos son de vital importancia.

## Para prevenir las enfermedades víricas en las plantas, se recurre a diversos métodos

De manera general, es mucho más fácil impedir una enfermedad vírica que curarla. En los animales, la vacunación ha resultado eficaz para evitar muchas enfermedades víricas, desde que Edward Jenner la utilizó en 1796 como protección contra la viruela. En las plantas, el desarrollo de variedades resistentes es el método más utilizado para evitar las infecciones víricas. En algunas plantas de cultivo perennes, las infecciones víricas tardan unos años en desarrollarse. El uso de germoplasma nuevo, no infectado (como semillas y esquejes), puede evitar los niveles de infección que reducen tan significativamente el rendimiento.

En ocasiones, las plantas libres de virus también se obtienen retirando el meristemo apical de lo alto del vegetal, y desarrollándolo mediante el cultivo de tejidos para lograr un nuevo individuo (*véase* el Capítulo 14). El meristemo apical del vástago carece de tejido vascular, por lo que el movimiento de virus a las células meristemáticas se ve notoriamente reducido.

En 1986, Roger Beachy y otros investigadores demostraron que si los genes víricos se incorporan al genoma de los vegetales, las plantas transgénicas suelen ser, en consecuencia, resistentes a las infecciones víricas. Comúnmente, se han utilizado genes de las proteínas de la cobertura vírica, pero también otros genes han funcionado bien. Como aprendimos en el Capítulo 14, las plantas transgénicas bloquean uno o más de los primeros pasos del proceso mediante el cual los virus se reproducen en el interior de las células vegetales. La resistencia suele ser específica para el mismo tipo de virus desde el que se transfirieron los genes, aunque puede darse una resistencia a virus relacionados.

Algunos genes vegetales que confieren resistencia a enfermedades víricas, bacterianas o fúngicas han sido aislados, y se ha descubierto que algunos de estos genes inducen una resistencia a las enfermedades en las plantas transgénicas. La resistencia a enfermedades también se ha logrado añadiendo a los vegetales genes que codifican para anticuerpos animales, otra técnica descrita en el Capítulo 14. Por ejemplo, las plantas de alcachofa transgénica producidas mediante esta técnica crean anticuerpos para las proteínas de la cobertura del virus *AMCV* de la alcachofa (por sus siglas en inglés, *Artichoke Mottle Crinkle Virus*), y pueden de este modo defenderse en parte contra el virus.

## Los viroides son moléculas infecciosas de ARN

Podríamos pensar que ho habría agentes infecciosos más simples que un pequeño virus, pero éste no es cierto. Casi dos docenas de enfermedades vegetales son provocadas por **viroides**, que son hebras circulares de ARN que contienen entre 250 y 370 nucleótidos. El ARN no se encuentra dentro de una cápside proteínica como en un virus de ARN, además de que no parece ser traducido a proteínas. Los viroides se encuentran en el nucleolo de los vegetales infectados, pero el motivo por el que están ahí y la forma en la que provocan las enfermedades se desconocen.

Los viroides provocan enfermedades en diversas plantas, a menudo decolorando las hojas, rompiendo los frutos o tallos, atrofiando el crecimiento y destruyendo las flores. *Cadang-cadang* es una enfermedad viroide de los cocoteros, que mata más de un millón de ejemplares cada año, especialmente en Filipinas, donde los cocos son un cultivo importante (Figura 17.5). La enfermedad tarda diez años o más en desarrollarse. Cadang-cadang supone un problema grave porque mata los cocoteros más antiguos, en los que los cultivadores han invertido ya una cantidad considerable de dinero y esfuerzo. No se han encontrado cultivares resistentes o una forma de detener la extensión de la enfermedad.

### Repaso de la sección

1. **¿Por qué los virus no suelen clasificarse como organismos vivos?**
2. **Explica la diferencia entre el ciclo lítico y el ciclo lisogénico.**
3. **¿Qué es el tungro?**



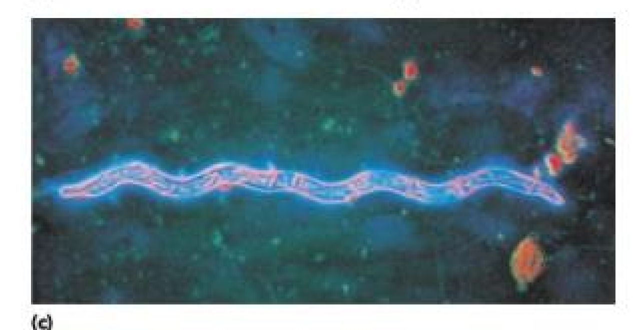
**Figura 17.5.** Cadang-cadang.
Una enfermedad viroide de los cocoteros ha matado todas las palmeras de la plantación que aparece en la imagen.



(a)



(b)



(c)

**Figura 17.6.** Formas características de los procariotas.
**(a)** Los cocos son esféricos. **(b)** Los bacilos son cilíndricos. **(c)** Los espirilos son espiralados o curvos.

# Los procariotas y el mundo botánico

El microscopista holandés del siglo XVII, Anton van Leeuwenhoek, se dio cuenta de que las bacterias son extremadamente numerosas y bastante diversas. Desde entonces, los científicos han confirmado y ampliado su visión. El entendimiento de cómo las bacterias y otros procariotas sobreviven y se reproducen ha dado pie a la creación de métodos para controlar muchas enfermedades en las plantas y los animales.

## Los procariotas son organismos unicelulares con características diversas

En el Capítulo 2, aprendimos que los procariotas son organismos unicelulares que carecen de núcleo cerrado y de orgánulos unidos por membranas. La mayor parte del ADN de un procariota aparece en forma de un cromosoma pequeño y circular, que contiene una media de varios miles de genes. Los procariotas también poseen bucles más pequeños de ADN, denominados plásmidos, cada uno de los cuales puede contener unos diez genes. Las bacterias pueden intercambiar ADN mediante diversos métodos, y los plásmidos pueden moverse entre especies. En el Capítulo 14 vimos cómo los ingenieros genéticos utilizaban el plásmido Ti de *Agrobacterium* para producir plantas transgénicas.

Por lo general, los procariotas presentan una de estas tres formas características (Figura 17.6): una esfera denominada *coco*, un cilindro denominado *bacilo*, o un cilindro curvado o espiralado denominado *espirilo*. La mayoría de las células procarióticas son bastante más pequeñas que las células eucarióticas. La razón de esta diferencia de tamaño podría ser que, en los procariotas, un número de importantes funciones celulares entre las que se incluyen el transporte, la fotosíntesis y la respiración, se llevan a cabo en la membrana celular y de sus extensiones. En los eucariotas, la fotosíntesis y la respiración se producen en orgánulos separados por membranas en el interior de la célula, mientras que la membrana celular se dedica casi exclusivamente a controlar el tráfico molecular hacia el interior y exterior de dicha célula.

La mayoría de los procariotas poseen una pared celular, cuya estructura se emplea para estudiarlos y clasificarlos. Sabemos del Capítulo 16 que las procariotas se clasifican en dos dominios: Archaea y Bacteria. Las paredes celulares de Archaea varían en su estructura, pero nunca contienen ácido murámico. Las bacterias pueden dividirse en tres grupos según la estructura de su pared celular: (1) las bacterias Gram-positivas poseen una gruesa pared celular que atrapa la tinción violeta de Gram y contiene ácido murámico y grandes cantidades de peptidoglicano, un polímero de azucares unido a la proteína. Los enlaces cruzados de la proteína entre las largas moléculas de azúcar del peptidoglicano dotan a este tipo de pared celular de su resistencia característica. (2) Las bacterias Gram-negativas poseen una fina pared celular que contiene ácido murámi-

co, pero mucho menos peptidoglicano. (3) Los micoplasmas no poseen pared celular alguna. Algunos procariotas también poseen una capa viscosa o una vaina más sustancial por fuera de la pared celular. Ambas están compuestas de polisacáridos y, en ocasiones, se utiliza el término *glucocálix* para describir el complejo de polisacáridos que engloba la pared celular y las capas externas.

Recordemos del Capítulo 15 que los fósiles procariotas más antiguos tienen unos 3.500 millones de años, mientras que los fósiles que se consideran eucarióticos más antiguos tienen entre 2.100 y 2.200 millones de años. En consecuencia, los procariotas probablemente fueran la única forma de vida en la Tierra durante más de 1.000 millones de años. Durante este tiempo, experimentaron una radiación adaptativa para convertirse en muchas miles de especies adaptadas al abanico de medios que existían en la Tierra antigua. Cerca de 4.000 especies de procariotas se han descrito y denominado, y los microbiólogos calculan que quedan por descubrir entre 500.000 y 4 millones.

Los procariotas ya descritos son tremendamente diversos en términos de su hábitat y de su forma de obtener la energía. Por ejemplo, el cuadro *Biología de la conservación* de la página siguiente describe los procariotas que habitan en suelos secos y en la superficie de rocas en los desiertos norteamericanos. Numerosos procariotas habitan en el tracto digestivo de los herbívoros, como la vaca, la jirafa, el caballo, el rinoceronte, el conejo, las termitas, las orugas y las lombrices de tierra. Estos procariotas utilizan la enzima celulasa para descomponer la celulosa en glucosa, gran parte de la cual es absorbida por sus huéspedes. Muchos procariotas, incluido *Escherichia coli*, también habitan en el tracto digestivo humano, pero no digieren la celulosa. Teniendo en cuenta la importancia de la celulosa en los vegetales, es curioso que los animales no produzcan celulasa por sí mismos, sino que dependan de los procariotas y otros organismos para convertir la celulosa en una fuente de energía útil.

Muchos Archaea prosperan en condiciones extremas que son letales para la mayoría de los organismos. Los metanógenos, que producen gas metano y mueren con el oxígeno, viven en ambientes anaeróbicos, como en las zonas sedimentarias de pantanos y ciénagas. Los miembros de Archaea termófilos, o amantes del calor, se localizan en aguas geotermales y respiraderos submarinos, donde el agua es lo suficientemente caliente como para imposibilitar la vida de otros organismos. Algunos miembros Archaea que habitan en respiraderos submarinos profundos pueden crecer y reproducirse con presiones elevadas y temperaturas de agua de 113 °C! Los miembros de Archaea halófilos, o amantes de la sal, habitan en aguas con un elevado nivel de salinidad. Llevan a cabo una forma primitiva de fotosíntesis, que atrapa energía para formar ATP utilizando un pigmento conocido como *bacteriorodopsina*.

## Algunas bacterias son fotosintéticas, mientras que otras fijan nitrógeno

Todas las bacterias fotosintéticas son Gram-negativas. Entre ellas encontramos las bacterias verdes del azufre, bacterias purpúreas del azufre, proclorófitos y cianobacterias. Por definición, todas las bacterias fotosintéticas utilizan dióxido de carbono ($CO_2$) como fuente de átomos de carbono, aunque poseen fuentes variables de electrones. Las bacterias del azufre son anaeróbicas y reducen el $CO_2$ a carbohidratos con los electrones del sulfato de hidrógeno ($H_2S$), el azufre (S) o el gas hidrógeno ($H_2$):

$$CO_2 + 2H_2S \rightarrow (CH_2O) + H_2O + 2S$$

En contrapartida, las cianobacterias, las algas y las plantas reducen el $CO_2$ a carbohidratos con los electrones del agua:

$$CO_2 + 2H_2O \rightarrow (CH_2O) + H_2O + O_2$$

Las bacterias del azufre utilizan las bacterioclorofilas, cuya estructura es diferente a la de la clorofila *a* y absorben la luz a longitudes de onda mayores. Estas bacterias sólo poseen un fotosistema en lugar de dos. La clorofila presente en las bacterias púrpuras el azufre se encuentra en unas vesículas adheridas a la membrana celular, mientras que la clorofila de las bacterias verdes del azufre se encuentra en capas internas que se extienden desde la membrana celular.

Los proclorofitos son un grupo de bacterias fotosintéticas que utilizan la clorofila *a* como pigmento fotosintético primario y, como las plantas, la clorofila *b* y los carotenoides como pigmentos accesorios. Por lo tanto, pueden ser parientes de los procariotas que se convirtieron en los cloroplastos de las algas verdes y las plantas. Se han encontrado tanto especies libres como simbióticas. Los proclorofitos suelen aparecer en aguas oceánicas como parte del fitoplancton (*véase* el cuadro *El fascinante mundo de las plantas* en la página 429).

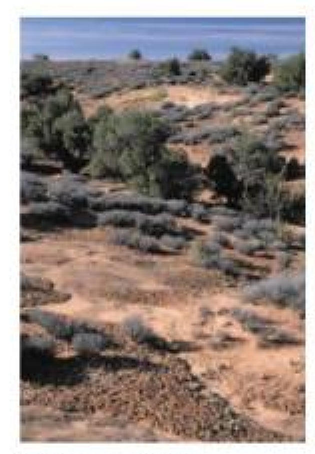
Las cianobacterias llevan a cabo la fotosíntesis, utilizando clorofila *a* junto con los carotenoides y dos pigmentos accesorios únicos denominados *ficobilinas*: la ficocianina, que es azul, y la ficoeritrina, que es roja. Las cianobacterias poseen muchas capas paralelas de membranas, derivadas de la membrana celular, que tienen la

BIOLOGÍA DE LA CONSERVACIÓN

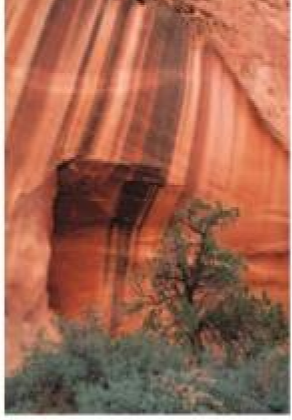
## Costra criptobiótica y barniz del desierto

Los procariotas son miembros vitales de comunidades poco significativas, conocidas como *costra criptobiótico*, y *barniz del desierto*. La costra criptobiótica es una composición de líquenes (*véase* el Capítulo 19) y cianobacterias que aparece en el suelo de las áreas desérticas del norte de México y del suroeste de EE. UU. Estos organismos pioneros aseguran el frágil suelo con compuestos pegajosos producidos por las cianobacterias, que además lo enriquecen al fijar el nitrógeno. Su efecto sobre el suelo abre camino para el establecimiento gradual de arbustos y otras plantas desérticas. El suelo criptobiótico está seco y muestra un color gris durante la mayor parte del año, pero tras una lluvia no tarda en volverse verde. El desarrollo total de este suelo precisa décadas y puede implicar a más de una especie de líquenes y cianobacterias. No obstante, la corteza que se forma es tan frágil que una sola pisada puede destruir años de crecimiento.

El barniz del desierto es una cobertura fina de color negro, marrón o marrón-rojizo que se forma en las rocas expuestas al caluroso sol desértico. El barniz lo producen bacterias de varios géneros incluidos *Metallogenium* y *Pedomicrobium*, que oxidan trazas de hierro y manganeso, procedentes principalmente del agua de lluvia y de la atmósfera. La oxidación aporta electrones a una cadena de transporte de electrones que suministra la energía para sintetizar ATP. Los subproductos del óxido de hierro y el óxido de manganeso se depositan durante miles de años para producir el barniz, que se distingue perfectamente cuando una roca se rompe y muestra su interior no barnizado.



Costra criptobiótica.



Barniz del desierto.

Los científicos están muy interesados en el estudio de los genes, enzimas, membranas y sistemas fisiológicos que permiten a los procariotas crecer bien en desiertos y otros entornos marginales. Estudios de este tipo pueden aportar claves acerca del origen de los procariotas en la Tierra.

misma función que las membranas tilacoides en los cloroplastos. De hecho, probablemente los cloroplastos tienen su origen en cianobacterias endosimbióticas. Los cloroplastos de las algas rojas (filo Rodophyta) muestran un parecido particular con las cianobacterias.

La mayoría de las cianobacterias forman filamentos de células (Figura 17.7), una asociación celular que dio origen a su antiguo nombre erróneo de «algas verde-azules» (recordemos que las algas son eucariotas, mientras que las cianobacterias son procariotas). Las cianobacterias filamentosas suelen poseer vesículas de gas, que aportan flotación, así como células con paredes resistentes y gruesas denominadas *acinetos*, que permiten a las bacterias soportar condiciones hostiles durante varios años.

Más de 1.500 especies de cianobacterias habitan en los más diversos medios (aguas termales, estanques agrícolas, aguas oceánicas tropicales, e incluso lagos congelados de la Antártida). Las cianobacterias también establecen relacio-

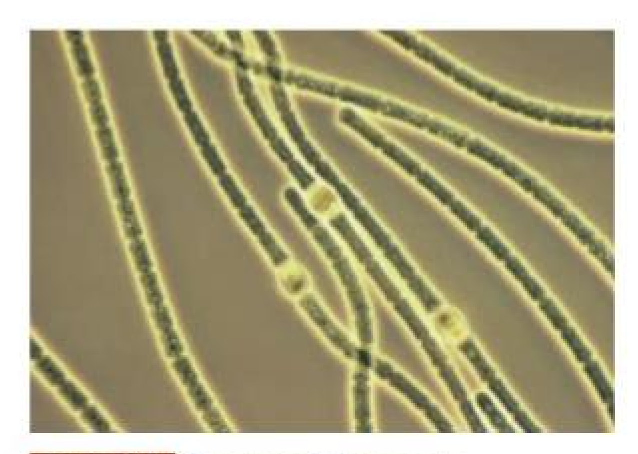


**Figura 17.7.** **Cianobacteria filamentosa.**
*Anabaena* es una cianobacteria común que forma filamentos en los hábitats de agua dulce. Las alargadas estructuras de cada filamento son heterocistos, células especializadas en las que tiene lugar la fijación de nitrógeno.



EL FASCINANTE MUNDO DE LAS PLANTAS

## La enorme importancia de los diminutos fotosintetizadores

Casi la mitad de la fotosíntesis en la Tierra se produce en los océanos. Hasta hace poco, se creía que las algas unicelulares (*véase* el Capítulo 18) eran las principales contribuyentes a la fotosíntesis marina, y los procariotas eran sólo actores menores. Esta visión cambió entre 1970 y 1980, cuando se descubrieron las bacterias marinas *Synechococcus* y *Prochlorococcus*. Ambas pertenecen al grupo de procariotas fotosintéticos conocidos como *proclorofitos*.

La concentración de proclorofitos en el océano podría alcanzar los 1.000 millones de células por litro. Algunos investigadores consideran que estas bacterias podrían ser el grupo más importante de la Tierra, en términos del rendimiento total de su fotosíntesis. En los océanos cálidos entre las latitudes 40° sur y 40° norte, hasta un 40% de la fijación del carbono la llevan a cabo únicamente *Synechococcus* y *Prochlorococcus*. En un principio, la contribución de los proclorofitos a la fotosíntesis global podría haberse subestimado, puesto que su tamaño es extremadamente pequeño (*Synechococcus* tiene entre 0,8 y 1,5 micrómetros (μm) de diámetro, y *Prochlorococcus* sólo entre 0,5 y 0,7 μm), por lo que no pueden ser retirados del agua si no es con filtros muy finos.

*Prochlorococcus* habita incluso a 200 metros por debajo de la superficie del océano, donde la intensidad de la luz disponible para la fotosíntesis es sólo del 0,1% de la que hay en la superficie. Sus formas de clorofilas *a* y *b* pueden absorber las longitudes de luz que penetran hasta dicha profundidad. Al menos, existen dos tipos de *Prochlorococcus*, uno adaptado a una intensidad de luz elevada y el otro a una intensidad baja. El papel de este importante organismo en la ecología oceánica no se conoce del todo. Se cree que *Prochlorococcus* evolucionó de una cianobacteria con una reducción en el tamaño de las células y el genoma. Los 1.700 genes del organismo han sido secuenciados por completo, y los científicos están estudiando de forma activa la función de cada producto de los genes.



*Prochlorococcus.*

nes simbióticas con otros organismos, incluidos los protozoos, las esponjas, las algas carentes de clorofila, los Briófitos y las plantas vasculares. Son los compañeros fotosintéticos de los hongos en algunos líquenes.

Muchos géneros y especies de bacterias, incluidas las cianobacterias, son capaces de fijar nitrógeno. Recordemos de los Capítulos 4 y 10 que las bacterias fijadoras de nitrógeno establecen relaciones simbióticas con las raíces de leguminosas, como los guisantes, las habas de soja y la alfalfa. Algunas cianobacterias filamentosas forman células alargadas y de gruesas paredes, denominadas *heterocistos*, que fijan nitrógeno a la vez que mantienen el oxígeno fuera, pues éste inhibe el proceso de fijación (Figura 17.7). Las cianobacterias tropicales son las principales contribuyentes a la fijación del nitrógeno en el océano. En los arrozales, la cianobacteria fijadora de nitrógeno, *Anabaena azollae*, habita en las cavidades del envés de las hojas de *Azolla filiculonides*, un helecho acuático. El nitrógeno fijado aportado por *Anabaena* es un nutriente importante para *Azolla* y un fertilizante natural para los arrozales, cuando los helechos acuáticos mueren y se descomponen.

## Las bacterias provocan varias enfermedades en las plantas

Se sabe que cerca de 100 especies de bacterias provocan enfermedades vegetales. Dichas enfermedades son denominadas comúnmente *roya*, *añublo*, *verticilosis*, *podredumbre*

*blanda, agalla, chancro* y *moteado*. Por lo general, el daño se debe a las exotoxinas, toxinas proteínicas secretadas por las bacterias, aunque en ocasiones es provocado por las endotoxinas, que son toxinas unidas a las paredes celulares o membranas plasmáticas de la bacteria.

La podredumbre blanda bacteriana suele afectar a verduras y frutas jugosas, como las zanahorias, patatas, cebollas, tomates y pimientos (Figura 17.8). En conjunto, provocan más daños y pérdidas a los cultivos de verduras y frutas que cualquier otra enfermedad bacteriana. Varias especies de *Erwinia, Pseudomonas, Bacillus* y *Clostridium* están asociadas a estas enfermedades. Las bacterias penetran por pequeñas heridas en la superficie de la verdura o fruta, o son transportadas por diversas larvas de insectos. Primero, las bacterias se alimentan de los líquidos que desprenden las células heridas. Entonces, liberan enzimas que rompen la laminilla media intercelular y, por ende, las células en sí.

Los primeros síntomas de una podredumbre blanda es una zona acuosa que comienza a expandirse y a ganar profundidad. Las bacterias convierten el tejido vegetal en una pasta cremosa y viscosa, que suele oler mal en los últimos estadios. La podredumbre blanda puede desarrollarse en el campo, durante la comercialización o después de la compra. En el campo, las raíces de los cultivos suelen infectarse, ocasionando la muerte de todo el vegetal. Si se almacenan productos apenas infectados en bolsas o contenedores plásticos, en unos pocos días suelen pudrirse.

Los agricultores utilizan varias técnicas para controlar la podredumbre blanda. Hacen crecer los vegetales en suelos bien drenados y almacenan los productos recolectados en áreas bien ventiladas y secas. También rotan los cultivos de hortalizas con cultivos de cereales, para minimizar la subsistencia de la enfermedad de año a año. No obstante, la efectividad de este último método es limitada, porque las bacterias que causan la podredumbre blanda pueden sobrevivir al invierno en el suelo o en insectos y en sus larvas.

El amarillamiento letal (Figura 17.9) es una enfermedad mórtal de las palmeras provocada por un micoplasma y extendida por un saltón. Allá por la década de 1960, cerca del 75% de los cocoteros en el Estado de Florida fueron destruidos por el amarillamiento letal. Actualmente, la enfermedad está eliminando hasta un 90% de los cocoteros que hay en Belice. El amarillamiento letal puede evitarse inyectando antibióticos a las palmeras. En ocasiones, este método funciona contra otras enfermedades bacterianas en las plantas, pero, en general, es difícil que los antibióticos penetren en ellas debido a sus paredes celulares, y si llegan a penetrar, no circulan bien en el interior de la mayoría de ellos.



**Figura 17.9.** **Amarillamiento letal.**
La mayoría de los cocoteros de esta plantación del país africano de Ghana fueron eliminados por el amarillamiento letal, una enfermedad provocada por un micoplasma.

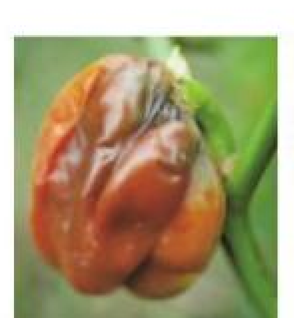


**Figura 17.8.** **Podredumbre bacteriana.**
Este pimiento está infectado con la podredumbre blanda, causada por la bacteria *Erwinia carotovora*.

Las plantas poseen por sí mismas un sorprendente abanico de mecanismos para evitar las infecciones bacterianas, así como para contenerlas o acabar con ellas una vez se producen. La primera línea de defensa es la cutícula cerosa, que desalienta la entrada a través de la epidermis. Generalmente, las bacterias penetran en una planta a través de heridas o estomas. Algunas plantas también liberan inhibidores químicos hacia el suelo o los contienen en sus paredes celulares. La presencia de bacterias patógenas en el interior de un vegetal activa otros mecanismos de defensa. Las células vegetales cercanas a un sitio de infección producen compuestos químicos antimicrobianos denominados *fitoalexinas*. La planta también reconoce moléculas patógenas específicas y responde iniciando una serie de reacciones bioquímicas, que conducen a una muerte celular localizada en el sitio de infección. Este proceso, denominado *respuesta hipersensible* (*véase* el Capítulo 11), limita la expansión de las bacterias en el interior de la planta. Las bacterias invasoras pueden también ser aisladas con la forma-

ción de capas suberosas, mientras que las capas de abscisión pueden dar lugar a la pérdida de las hojas infectadas.

A menudo, el mejor modo de controlar las enfermedades bacterianas en los vegetales es replantar variedades resistentes al patógeno. La resistencia a una cepa o raza de patógeno específica se denomina *resistencia vertical*. Una resistencia generalizada a un grupo de patógenos, por ejemplo, a todas las cepas de una especie concreta de bacteria, se denomina *resistencia horizontal*. La infección de un patógeno puede inducir a una resistencia sistémica adquirida, por la que el vegetal al completo adquiere resistencia a un número de enfermedades bacterianas, víricas y fúngicas. Este proceso requiere de la activación de muchos genes, y en él participa el ácido salicílico como mediador (*véase* el Capítulo 11).

Desgraciadamente, ningún vegetal puede hacerse resistente a todas las enfermedades, ni siquiera a todas las variantes genéticas de una enfermedad. La tendencia de los sistemas modernos de producción alimentaria de poner en práctica «monocultivos», o grandes áreas de una sola variedad vegetal, incrementa la susceptibilidad de nuestro suministro de alimentos a las enfermedades, incluidas aquellas que los bioterroristas podrían introducir. La producción de muchas variedades de cultivos con diferentes espectros de resistencia a las enfermedades sería un paso importante hacia la disminución del impacto de las enfermedades de cultivos y de su velocidad de extensión.

## Los procariotas cuentan con numerosas aplicaciones en la Industria, la Medicina y la Biotecnología

Los humanos han aprovechado con éxito las diversas capacidades metabólicas de los procariotas para fabricar una serie de productos útiles. Las bacterias han sido utilizadas durante milenios para hacer queso, suero y yogur. Casi todas las variedades de estos productos se elaboran y se les da sabor con bacterias del género *Lactobacillus*. Varias clases de carne y pescado se fermentan también con bacterias, del mismo modo que algunos vegetales, como la col, con la que se hace la chucrut, y el pepino, que se encurte. Probablemente estos productos se originaran accidentalmente, al dejar varios alimentos juntos hasta que se estropearon de alguna manera.

Las bacterias se cultivan en fermentadores de gran tamaño para producir vitaminas y aminoácidos, que se venden individualmente y se utilizan como aditivos en los alimentos. Algunas cianobacterias, incluidas *Aphanothece*, *Nostoc*, *Brachytrichia* y *Spirulina*, sirven de alimento en la cocina japonesa y china. De acuerdo con documentos españoles, los aztecas del centro de México conocían la *Spirulina* como *tecuitatl*, que se secaba para convertirla en pastillas y se utilizaba en una gran variedad de platos. La preparación en seco de esta cianobacteria se vende ahora en los establecimientos de dietética y salud, debido a su alto contenido en vitaminas.

Las bacterias producen muchos de los antibióticos empleados en la Medicina, como la estreptomicina, la tetraciclina y la cicloheximida, que sintetizan los actinomicetos, o bacterias del suelo del género *Streptomyces*. En la naturaleza, estos compuestos inhiben el crecimiento de otras bacterias que compiten con *Streptomyces* por el espacio para el crecimiento y por los alimentos. En el laboratorio, pueden cultivarse colonias de *Streptomyces* en un medio de nutrientes cubierto por una capa de otras bacterias. Las colonias que producen antibióticos son fácilmente reconocibles, pues cada una está rodeada de un área despejada, donde las otras bacterias han sido aniquiladas por el antibiótico.

En años recientes, se han descubierto nuevos y numerosos usos para los procariotas. Los plásticos biodegradables pueden producirse y ser descompuestos por bacterias como *Alcaligenes eutrophas*. El uso de estos plásticos puede ayudar a reducir la necesidad de nuevos vertederos, que se están llenando vertiginosamente de plásticos que no se degradan. La bacteria *Thiobacillus ferrooxidans* oxida metales como el cobre, el oro y el uranio, produciendo compuestos hidrosolubles que pueden extraerse fácilmente de menas de bajo contenido. Los procariotas también se emplean para limpiar vertidos de petróleo y descontaminar suelos con pesticidas u otras sustancias tóxicas, un proceso conocido como **biorremediación** (Figura 17.10).



**Figura 17.10. Utilización de las bacterias.**
Estos trabajadores están rociando fertilizantes en un suelo contaminado por un vertido de petróleo. Los fertilizantes estimulan el crecimiento de bacterias del suelo, que ayudan a descomponer el petróleo.

Ciertas cepas de la bacteria del suelo *Pseudomonas syringae* pueden promover la formación de cristales de hielo y están siendo investigadas por su uso potencial en el aumento de las nieves. Otras cepas de la misma bacteria retrasan la formación de hielo y se rocían sobre vegetales para protegerlos de las heladas. Se han sospechado incluso mayores efectos de *P. Syringae* en la modificación del clima. Algunos biólogos han sugerido que esta bacteria ya influye en el clima por su capacidad de afectar a la formación de hielo.

## Repaso de la sección

1. **Nombra y describe las tres formas características de los procariotas.**
2. **¿Qué sustancias utilizan las bacterias del azufre como fuente de electrones en la fotosíntesis?**
3. **¿Qué diferencia hay entre la resistencia vertical y la resistencia horizontal?**
4. **Enumera cuatro maneras de utilizar las bacterias en la Industria y la Medicina.**

# RESUMEN

## Los virus y el mundo botánico

**Un virus es un complejo de ácidos nucleicos y proteínas que se reproduce en el interior de las células (págs. 421-423)**
Los virus son complejos de ADN o ARN no vivos, rodeados de una cobertura proteínica. Algunos virus se reproducen a través del ciclo lítico, mediante el que su ADN se introduce en una célula huésped y da lugar a la producción de virus nuevos, que se liberan cuando la célula se lisa. Otros virus incorporan su ADN al genoma de una célula en el ciclo lisogénico.

**Los virus provocan muchas enfermedades graves en las plantas (págs. 423-425)**
Los virus son transportados de planta a planta por organismos vectores, que suelen penetrar en ellos a través de grietas o heridas, y se mueven por el interior en los plasmodesmos o en el floema. *Potyvirus* provoca la enfermedad del mosaico en muchas plantas de cultivo, y *waikavirus* y *badnavirus* provocan enfermedades en los cereales, incluido el tungro del arroz.

**Para prevenir las enfermedades víricas en las plantas, se recurre a diversos métodos (pág. 425)**
Los botánicos trabajan para evitar las infecciones víricas de las plantas, con el desarrollo de variedades resistentes y utilizando germoplasma no infectado para cultivar plantas no infectadas. Los ingenieros genéticos han creado plantas que son resistentes a algunos virus, introduciendo genes para las proteínas de la cobertura vírica o anticuerpos animales en el genoma de los vegetales.

**Los viroides son moléculas infecciosas de ARN (págs. 425)**
Los viroides son pequeñas hebras circulares de ARN que provocan una variedad de enfermedades vegetales, incluido el *cadang-cadang*, que afecta a los cocoteros.

## Los procariotas y el mundo botánico

**Los procariotas son organismos unicelulares con características diversas (págs. 426-427)**
Los procariotas son células pequeñas que normalmente poseen forma esférica, cilíndrica o espiralada. La mayoría de los procariotas poseen una pared celular, cuya estructura es la base de su identificación y clasificación. Muchos procariotas del dominio Archaea viven en hábitats que son inhóspitos para la mayoría del resto de los organismos, como en medios anaeróbicos, aguas termales y aguas muy saladas.

**Algunas bacterias son fotosintéticas, mientras que otras fijan nitrógeno (págs. 427-429)**
Las bacterias del azufre fotosintéticas reducen el dióxido de carbono con los electrones del sulfato de hidrógeno, el azufre o el gas hidrógeno. Las cianobacterias llevan a cabo la fotosíntesis utilizando electrones del agua. Muchas bacterias pueden fijar nitrógeno, y otras aparecen en relación endosimbiótica, en la que proporcionan nitrógeno fijado u otros nutrientes a otros organismos, incluidas las plantas.

**Las bacterias provocan varias enfermedades en las plantas (págs. 429-431)**
La podredumbre blanda es una enfermedad bacteriana que suele afectar a verduras y frutas jugosas. El amarillamiento letal es una enfermedad bacteriana de las palmeras extendida por un saltón. Las plantas poseen varios mecanismos con los que previenen, contienen y acaban con las infecciones bacterianas.

**Los procariotas cuentan con numerosas aplicaciones en la Industria, la Medicina y la Biotecnología (págs. 431-432)**
Los procariotas se utilizan para fabricar varios alimentos y aditivos para éstos, así como antibióticos y plásticos biodegradables. También se utilizan para extraer metales valiosos de las menas y para limpiar los suelos contaminados.



## Cuestiones de repaso

1. ¿De qué tipo de moléculas están compuestos los virus?
2. ¿Qué es un bacteriófago?
3. ¿En qué condiciones es ventajoso para los virus entrar en el ciclo lisogénico?
4. ¿Qué síntomas son característicos de las infecciones víricas en las plantas?
5. En una infección vírica, ¿qué es un vector?
6. ¿Qué son los *potyvirus*?
7. ¿Qué es el *cadang-cadang*?
8. Describe dos métodos empleados para producir plantas transgénicas resistentes a las enfermedades víricas.
9. ¿Qué distingue a las bacterias Gram-positivas de las Gram-negativas?
10. ¿Dónde viven las Archaea termófilas?
11. ¿Cómo son las membranas fotosintéticas de las cianobacterias en relación a la membrana celular en estos procariotas?
12. ¿Cómo minimizan los agricultores las pérdidas de cultivos debidas a la podredumbre blanda?
13. ¿Qué son las fitoalexinas?
14. Desde el punto de vista del control de las enfermedades vegetales, ¿por qué se deberían cultivar varios tipos de una planta de cultivo con diversos genotipos?

## Cuestiones para reflexionar y debatir

1. ¿Cómo crees que evolucionaron los virus a partir de los transposones?
2. Algunos biólogos opinan que los virus deberían clasificarse como organismos simples. Sirviéndote de lo que sabes de los virus, aporta argumentos a favor y en contra de esta postura.
3. Muchos virus y bacterias matan a sus huéspedes. ¿Es este resultado una ventaja selectiva para el virus o la bacteria? Defiende tu respuesta.
4. Los científicos han descubierto una enorme bacteria unicelular que es visible a simple vista. ¿Cómo crees que ha sorteado esta bacteria la limitación habitual de tamaño de las bacterias?
5. Supón que se te pide aislar una bacteria del suelo desconocida y descubrir todo cuanto puedas sobre ella. ¿Qué tipo de experimentos realizarías?
6. Dibuja un diagrama detallado para ilustrar las similitudes y diferencias entre una célula bacteriana y una célula vegetal.

## Conexión evolutiva

Estudia las posibles relaciones co-evolutivas entre las bacterias y las plantas, comparando las bacterias que provocan graves enfermedades vegetales con las que activan respuestas hipersensibles en los huéspedes vegetales.

## Para saber más

Hull, Roger. *Matthew's Plant Virology*. 4.ª ed. New York: Academic Press, 2001. Este texto se actualiza cada diez años. Esta nueva edición contiene material clásico, así como temas moleculares más recientes.

Oldstone, Michael. *Virus, pestes e historia*. México D. F.: F. C. E., 2003. ¿Cómo de diferente habría sido el Nuevo Mundo si la viruela y otras enfermedades europeas no hubieran asolado las poblaciones nativas americanas? Este libro realiza intrigantes preguntas de este tipo y nos descubre cómo las enfermedades han cambiado la historia humana.

Sutic, Dragoljub D., Richard E. Ford y Malisa T. Tosic, eds. *Handbook of Plant Virus Diseases*. Boca Raton, FL: CRC Press, 1999. Este manual presenta información básica sobre enfermedades víricas, así como enfermedades similares a éstas, en numerosos cultivos, incluidos el maíz, el arroz y las patatas.

Tortora, Gerard, Berdell R. Funke y Christine L. Case. *Microbiology: An Introduction*. 8.ª ed. San Francisco: Benjamin/Cummings, 2001. Este interesante texto aporta información detallada sobre la ciencia del estudio de los virus y los microorganismos.

18

# Algas



Algas pardas gigantes (*Macrocystis*).

## Características de las algas y evolución

Las algas se distinguen por sus pigmentos fotosintéticos, además de por otras características

La endosimbiosis desempeñó un papel clave en la evolución de las algas

## Algas unicelulares y coloniales

Las euglenofitas (filo Euglenophyta) presentan un periplasto debajo de la membrana plasmática

Un gran número de dinoflagelados (filo Dinophyta) consta de placas rígidas de celulosa

Las diatomeas (filo Bacillariophyta) forman paredes celulares de sílice

Las algas verdeamarillentas (filo Xanthophyta) son miembros importantes del fitoplancton de agua dulce

Las algas doradas (filo Chrysophyta) forman esporas únicas, latentes

Las criptofitas (filo Cryptophyta) utilizan eyectosomas para una huida inmediata

Las haptofitas (filo Prymnesiophyta) poseen un haptonema móvil característico

## Algas pluricelulares

En muchas algas pardas (filo Phaeophyta), las generaciones alternas son heteromorfas

Las algas rojas (filo Rhodophyta) presentan complejos ciclos de vida con tres fases pluricelulares

Las algas verdes (filo Chlorophyta) comparten un ancestro común con las plantas

Un denso bosque crece a lo largo de la costa oeste de Norteamérica, desde México hasta Alaska. Los gigantes fotosintéticos de este bosque alcanzan alturas de 50 metros. Cerca de 100 especies de animales invertebrados y vertebrados habitan este bosque, y muchas otras lo visitan para alimentarse o escapar de los depredadores. Lo raro de este bosque es que no está en la tierra, sino en el mar, y sus gigantes no son árboles, sino algas pardas marinas denominadas *laminarias* o *quelpos*.

Las relaciones que unen a los organismos del bosque de algas pardas gigantes y de sus inmediaciones son complejas. Por ejemplo, los erizos de mar (miembros del filo de invertebrados conocidos como *equinodermos*) consumen estas algas vorazmente, y las nutrias se alimentan de erizos. Cuando las nutrias se ausentan de un área, la población de erizos crece exponencialmente y, antes de que pase mucho tiempo, los quelpos de esta área se ven seriamente afectados. Cuando las nutrias se reintroducen, los quelpos se recuperan.

El bosque de algas gigantes también influye en la vida sobre la Tierra. Las tormentas oceánicas desprenden muchos individuos de su substrato y los amontonan sobre la playa, donde se descomponen gradualmente. Una considerable población de artrópodos, moluscos y gusanos habita estos montículos de abono y, a su vez, se convierten en alimento para roedores, mapaches y otros animales. Las águilas calvas se sienten atraídas a la escena cuando divisan a los roedores.

Charles Darwin conocía estos bosques de algas, por el tiempo que permaneció como naturalista en el barco HMS *Beagle*, y reconoció su importancia. En su obra *El viaje del Beagle* afirmó que «el número de criaturas vivas de todos los Órdenes cuya existencia depende estrechamente de los quelpos es asombroso… Sólo puedo comparar estos grandes bosques acuáticos con los bosques terrestres de las regiones intertropicales… Incluso si en cualquier país fuera destruido un bosque, no creo que se vieran afectadas tantas especies animales como se verían por la destrucción de los algas gigantes».

Estas algas se recolectan a gran escala para su uso como fertilizantes y como fuente de un polímero de glucosa conocido como *algina*. La algina, que constituye hasta un 35% del peso seco de un quelpo, sirve para espesar muchos productos, incluidos los helados, la pasta dentífrica, cosméticos, jabón y pinturas. Es particularmente útil en el caso del helado, porque previene la formación de cristales de hielo. Ayuda a que la pintura fluya fácilmente de forma que no se vean las marcas de la brocha. Cada año, sólo en la costa de California se recogen más de 140 millones de kilogramos de este tipo de alga, lo que se traduce en unos 33 millones de euros. Por lo general, los quelpos son un recurso renovable y puede recolectarse de manera sostenible si se toman las precauciones adecuadas. Los recolectores recogen sólo el metro superior y, como estas algas pueden crecer 15 cm por día, la recogida no las destruye.

Estos bosques marinos constituidos por algas de gran tamaño son ejemplo de algas macroscópicas, pero las algas también comprenden tanto especies unicelulares como pluricelulares, que pueden encontrarse en agua dulce y en la tierra, así como en el océano. La mayoría de las especies son de vida libre, pero unas pocas viven como parásitos o simbiontes en el interior de otros organismos. En este capítulo, exploraremos la diversidad de las algas, comenzando con siete filos, cuyos miembros son básicamente unicelulares o coloniales. A continuación, investigaremos tres filos de algas que incluyen especies verdaderamente pluricelulares.



Un erizo al pie de un bosque de quelpos.



Una nutria descansando sobre unas hojas de quelpo.

## Características de las algas y evolución

Las algas son miembros del reino Protista. Recordemos del Capítulo 16 que el reino Protista comprende un diverso surtido de eucariotas, que son organismos cuyas células poseen núcleo. Muchos sistemáticos consideran que el reino Protista es un reino artificial porque sus miembros no están estrechamente relacionados en términos filogenéticos. La mayoría de las algas son fotosintéticas, luego en ocasiones se les describe como protistas parecidos a las plantas. Otros protistas son descritos como parecidos a los hongos o a los animales. Pero, todas estas descripciones son igualmente artificiales. Por ejemplo, algunos protistas parecidos a los animales poseen paredes celulares que contienen celulosa como las de las plantas; algunas algas pueden absorber el alimento como los hongos, y otras lo ingieren como los animales.

### Las algas se distinguen por sus pigmentos fotosintéticos, además de por otras características

Las algas fotosintéticas poseen uno o más cloroplastos por célula y, como las plantas, hacen uso de las reacciones luminosas y el ciclo de Calvin para convertir la energía luminosa en energía química. Todas las algas fotosintéticas utilizan la clorofila *a* como pigmento fotosintético primario, así como otra forma de clorofila como pigmento accesorio: las algas verdes y los euglenoides poseen clorofila *b* (también poseen las plantas); algunas algas rojas poseen clorofila *d*, y todo el resto de las algas posee clorofila *c*, exclusiva de las algas. Varios pigmentos accesorios adicionales complementan las clorofilas verdes y otorgan a algunas algas sus tonos rojo, pardo, amarillo o dorado característicos. La Tabla 18.1 recoge los pigmentos fotosintéticos y otras características de diez filos de algas.

**Tabla 18.1 Características de los filos de algas**

| Filo | Número aproximado de especies conocidas | Pigmentos fotosintéticos | Características |
|---|---|---|---|
| **Filos con algas unicelulares o coloniales** | | | |
| Euglenophyta (euglenoides) | 800 | Clorofila *a*, *b*<br>Carotenoides | Principalmente de agua dulce<br>Algunas no fotosintéticas<br>Flageladas |
| Dinophyta (dinoflagelados) | 3.000 | Clorofila *a*, *c*<br>Carotenoides | Fitoplancton de agua cálida salada y dulce<br>Algunas no fotosintéticas<br>Algunas producen toxinas nerviosas<br>Flageladas |
| Bacillariophyta (diatomeas) | 5.600 | Clorofila *a*, *c*<br>Carotenoides | Fitoplancton de agua fría salada y dulce<br>Algunas especies terrestres<br>Paredes celulares de sílice |
| Xanthophyta (algas verdeamarillentas) | 600 | Clorofila *a*, *c*<br>Carotenoides | Fitoplancton principalmente de agua dulce<br>Flageladas |
| Chrysophyta (algas doradas) | 1.000 | Clorofila *a*, *c*<br>Carotenoides | Fitoplancton marino y de agua dulce<br>Flageladas<br>Algunas no fotosintéticas |
| Cryptophyta (criptofitas) | 200 | Clorofila *a*, *c*<br>Ficobiliproteínas | Fitoplancton de agua dulce fría<br>Flageladas |
| Prymnesiophyta (haptofitas) | 300 | Clorofila *a*, *c*<br>Carotenoides | Fitoplancton principalmente en agua marina cálida<br>Flageladas |
| **Filos con algas pluricelulares** | | | |
| Phaeophyta (algas pardas) | 1.500 | Clorofila *a*, *c*<br>Carotenoides (fucoxantina) | Principalmente en zonas marinas intermareales y someras<br>Engloban a los quelpos<br>Flageladas<br>Producen esporas y gametos |
| Rhodophyta (algas rojas) | 5.000 | Clorofila *a*, *d*<br>Ficobiliproteínas | Principalmente marinas<br>Sin células flageladas en el ciclo vital |
| Chlorophyta (algas verdes) | 7.500 | Clorofila *a*, *b* | Principalmente de agua dulce<br>Algunas emparentadas con las plantas<br>En ocasiones, flageladas |

Los cloroplastos de muchas algas cuentan con una estructura rica en proteínas denominada **pirenoide**, que contiene rubisco, la enzima que cataliza el primer paso del ciclo de Calvin (*véase* el Capítulo 8). Aunque la presencia de un pirenoide se considera un rasgo primitivo, al menos algunas especies de cada filo de algas poseen uno. En el pirenoide o en el citoplasma pueden almacenarse varios compuestos resultantes de la fijación del carbono. El tipo de producto fotosintético almacenado es una de las características que los sistemáticos utilizan para clasificar las algas. Otra característica es el número de membranas que rodean el cloroplasto (*véase* más adelante).

Numerosas células de algas poseen un detector de luz que consiste en un complejo de pigmentos, incluido el 11-*cis*-retinol, una rodopsina que también sirve como receptor de luz en los sistemas de visión de los animales. Otra estructura de pigmentos, la mancha ocular o *estigma*, se encuentra en el citoplasma o en el interior del cloroplasto, cerca del detector de luz. La mancha ocular actúa como una sombra que impide que la luz que procede de ciertas direcciones llegue al detector de luz. La cantidad de luz recibida por dicho detector se traduce en movimiento flagelar. En conjunto, el detector de luz y la mancha ocular permiten a algunas células de algas orientarse y moverse con respecto a una fuente de luz.

## La endosimbiosis desempeñó un papel clave en la evolución de las algas

En el Capítulo 2, aprendimos que se cree que algunos orgánulos, incluidos las mitocondrias y los cloroplastos, son resultado de la endosimbiosis, un proceso mediante el que una célula ingiere a otra. El número de membranas que rodea a los cloroplastos en diferentes filos de algas sugiere que estos orgánulos experimentaron entre uno y tres acontecimientos endosimbióticos diferentes (Figura 18.1). En las algas rojas y las algas verdes, los cloroplastos está rodeados por *dos* membranas: una membrana interna, que originalmente rodeaba a un procariota fotosintético, y una membrana externa, que deriva de la vacuola digestiva de una célula heterótrofa que engulló al procariota. Este acontecimiento endosimbiótico inicial es referido como *endosimbiosis primaria*.

En otros dos filos de algas, los euglenoides y la mayoría de los dinoflagelados, los cloroplastos están rodeados por *tres* membranas. La explicación más probable para que existan estos cloroplastos con tres membranas es que son producto de una *endosimbiosis secundaria:* un alga que contiene un cloroplasto rodeado por dos membranas fue ingerida por una célula heterótrofa. De acuerdo con esta explicación, la mayor parte del alga fue digerida en el interior de la vacuola digestiva de la célula heterótrofa, pero el cloroplasto del alga subsistió y se convirtió en un endo-

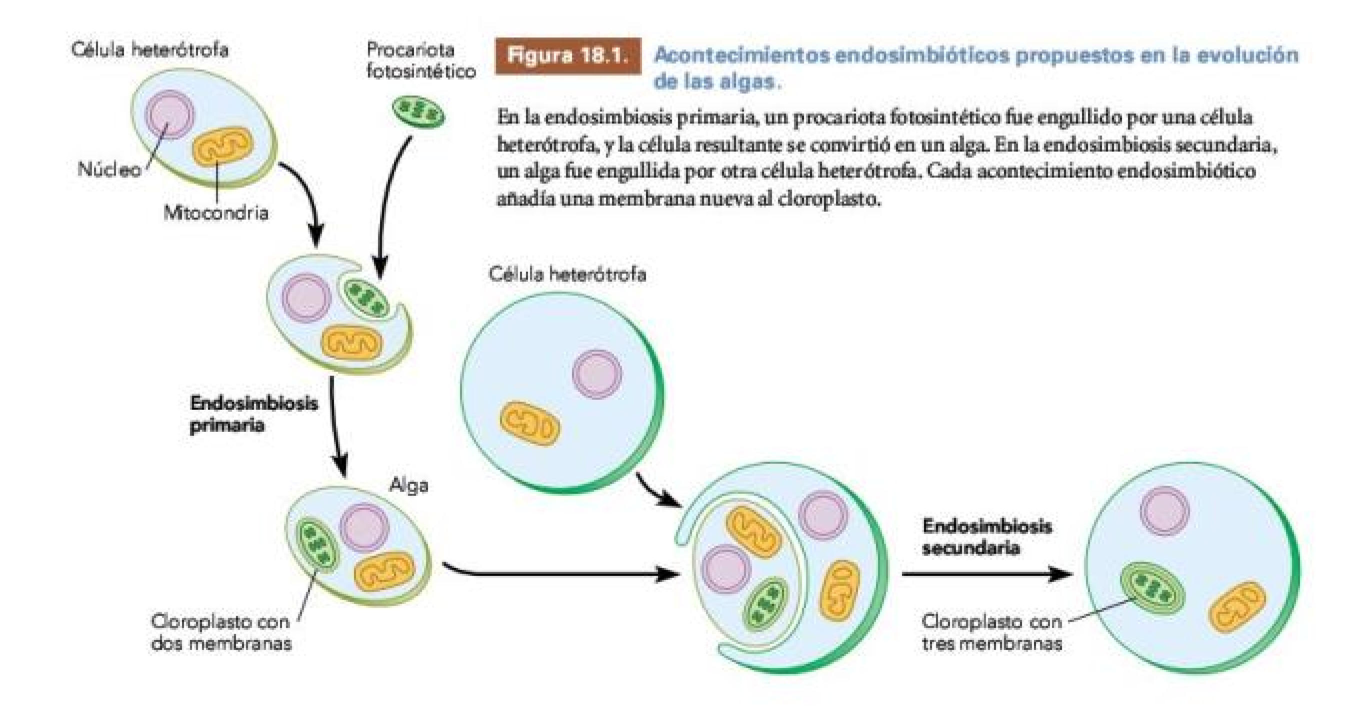



**Figura 18.1. Acontecimientos endosimbióticos propuestos en la evolución de las algas.**

En la endosimbiosis primaria, un procariota fotosintético fue engullido por una célula heterótrofa, y la célula resultante se convirtió en un alga. En la endosimbiosis secundaria, un alga fue engullida por otra célula heterótrofa. Cada acontecimiento endosimbiótico añadía una membrana nueva al cloroplasto.

simbionte. La membrana más externa del cloroplasto deriva de la vacuola digestiva. Posee ribosomas incrustados, pues, durante un tiempo, la vacuola digestiva estuvo asociada al retículo endoplásmico (RE) de la célula heterótrofa. En consecuencia, la membrana más externa del cloroplasto se conoce como el *RE del cloroplasto*.

Muchas otras algas, incluidas las algas pardas, poseen cloroplastos rodeados por *cuatro* membranas. Estos cloroplastos podrían haber resultado de un tercer acontecimiento endosimbiótico como los dos primeros, y en el proceso se adquirió una nueva membrana derivada de la vacuola digestiva. De manera alternativa, su historia evolutiva podría incluir sólo dos acontecimientos endosimbióticos. En este escenario, la membrana plasmática del alga ingerida se mantuvo intacta dentro de la vacuola digestiva y se convirtió en la tercera membrana del cloroplasto, mientras que la membrana de la vacuola digestiva se convirtió en la cuarta membrana del cloroplasto.

A primera vista, poseer membranas extra en el cloroplasto podría parecer un inconveniente, pues éstas imponen barreras adicionales que los substratos y los productos han de atravesar en su movimiento entre el interior de un cloroplasto y el citoplasma. No obstante, Robert Lee y Paul Kugrens, de la *Colorado State University*, han encontrado pruebas circunstanciales que sugieren que el espacio entre la segunda membrana del cloroplasto y el RE del cloroplasto es ácido; por tanto, su contenido en dióxido de carbono disuelto es elevado. Si éste fuera el caso, el RE del cloroplasto promovería entonces la actividad del ciclo de Calvin en el mismo, dotando de un nivel mayor de producción de glucosa y, consecuentemente, de una ventaja selectiva a las células de algas con tres o cuatro membranas de cloroplastos.

Los investigadores están realizando estudios moleculares para determinar las relaciones evolutivas dentro de los filos de algas y entre las algas y las plantas. Tales estudios han revelado que las plantas y ciertos grupos de algas son más similares de lo que en un tiempo se pensó. A la luz de estos descubrimientos, algunos investigadores han propuesto varias reclasificaciones de los eucariotas fotosintéticos. Una reclasificación trasladaría a las algas verdes y las algas rojas del reino protista al reino vegetal. Otra crearía un nuevo reino denominado Viridiplantae, consistente en las algas verdes y las plantas. Incluso una tercera situaría una clase de algas verdes (Charophyceae, que veremos más tarde en este capítulo) y las plantas en otro nuevo reino, Streptophyta.

En lo que resta de capítulo, estudiaremos los diez filos de algas principales. Cuatro filos (Bacillariophyta, Xanthophyta, Chrysophyta y Phaeophyta) pertenecen a un único clado denominado Stramenopila (el nombre de este clado, que procede de las palabras latinas para «paja» y «pelo», se refiere a las proyecciones con aspecto piloso de los flagelos de las algas de estos filos). Cada uno de los otros seis filos se encuentra en un clado separado, y las relaciones evolutivas entre ellos aún se desconocen. Debido a este desconocimiento, dividiremos nuestro estudio de estos diez filos basándonos en un aspecto más firmemente establecido: su nivel de organización celular.

### Repaso de la sección

1. **¿Qué es un pirenoide?**
2. **¿Cuál es la función de la mancha ocular en las algas?**
3. **Explica cómo se cree que han evolucionado las algas con cloroplastos rodeados de tres membranas.**

# Algas unicelulares y coloniales

La mayoría de las algas unicelulares y coloniales pequeñas pertenecen a uno de los siete filos: Euglenophyta, Dinophyta, Bacillariophyta, Xanthophyta, Chrysophyta, Cryptophyta y Prymnesiophyta. Aunque algunas de estas algas viven en la tierra o fijas a substratos en el agua, la mayoría forman parte del **fitoplancton**, el conjunto de organismos microscópicos y fotosintéticos que flotan libremente cerca de la superficie de océanos y lagos. El fitoplancton también comprende unas pocas especies de cianobacterias y proclorofitos (*véase* el Capítulo 17).

El fitoplancton lleva a cabo la mitad de la fotosíntesis mundial y sirve de base a todas las cadenas alimenticias oceánicas, del mismo modo que las plantas en las cadenas alimenticias terrestres. Los organismos del fitoplancton son extremadamente sensibles a las variaciones de temperatura y a la contaminación. Un cambio de pocos grados en la temperatura del agua o un incremento de la contaminación poseen un efecto importante en la supervivencia del plancton, el cual influye a su vez en todos los organismos que están por encima en la cadena alimenticia, incluido el ser humano.

## Las euglenofitas (filo Euglenophyta) presentan un periplasto debajo de la membrana plasmática

Las euglenofitas son células muy diferenciadas con uno o dos flagelos, que se emplean para la locomoción. La mayoría de las aproximadamente 800 especies conocidas de

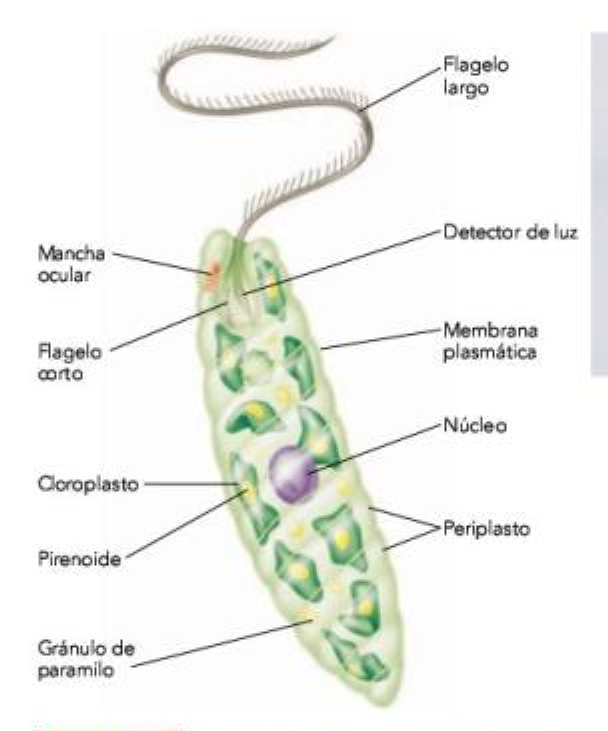



**Figura 18.2.** ***Euglena*, una euglenofita unicelular.**
*Euglena* posee dos flagelos, pero sólo utiliza el flagelo largo para la locomoción. Las bandas helicoidales que constituyen la película aportan sostén y flexibilidad. Los pirenoides de los cloroplastos producen paramilo, una reserva de alimento que se almacena en el citoplasma.

euglenofitas, como *Euglena* (Figura 18.2), viven en agua dulce. Por debajo de la membrana plasmática de una euglenofita yace una estructura de sostén denominada **periplasto**, compuesta de bandas helicoidales de proteínas conectadas al retículo endoplásmico mediante microtúbulos. El periplasto es rígido en algunas euglenofitas, pero es flexible en otros, como *Euglena*. El impulso de los microtúbulos en contra de la película flexible permite a *Euglena* cambiar de forma mientras nada, lo que le posibilita maniobrar en los turbios fondos de los pantanos, repletos de restos. Las euglenofitas poseen un detector de luz cerca de la base de uno de sus flagelos. Normalmente nadan hacia la luz difusa y en sentido contrario a la luz brillante, que podría sobrecalentarlos.

La mayoría de las euglenofitas poseen cloroplastos y pirenoides que fabrican el *paramilo*, un polímero de glucosa utilizado para almacenar el alimento extra. Como se observa en la Figura 18.2, los gránulos de paramilo se distribuyen por todo el citoplasma. Sin embargo, la mayoría de las euglenofitas no son estrictamente fotosintéticos y algunos carecen de cloroplastos, siendo no fotosintéticos. Todas las euglenofitas poseen la capacidad de absorber moléculas orgánicas, como el acetato, de su entorno. Los organismos que producen moléculas orgánicas mediante la fotosíntesis (autotrofía) y pueden absorber o ingerir moléculas orgánicas (heterotrofía) se conocen como **mixótrofos**. La mixotrofía otorga a muchos euglenoides como *Euglena* la capacidad de sobrevivir en medios donde hay luz disponible, pero el alimento es escaso, o viceversa.

Las euglenofitas no se reproducen sexualmente. La reproducción se produce mediante mitosis sin la desaparición de la membrana nuclear, que simplemente se estrecha a mitad del inicio, en la anafase.

## Un gran número de dinoflagelados (filo Dinophyta) consta de placas rígidas de celulosa

Los dinoflagelados son importantes componentes del fitoplancton marino y de agua dulce. Existen unas 3.000 especies, cada una con una forma característica. Con frecuencia, la forma la determinan unas placas rígidas de celulosa que se encuentran en unas vesículas por debajo de la membrana plasmática (Figura 18.3). Al igual que muchos euglenoides, los dinoflagelados poseen dos flagelos, éstos son únicos en tanto se localizan entre dos hendiduras surcales de las placas. Una hendidura envuelve el centro de la célula como una faja; el flagelo que golpea en esta hendidura hace que la célula gire (el prefijo *dino-* procede de la palabra griega *dinos*, que significa «rotación»). La otra hendidura se encuentra orientada perpendicularmente a la primera; el flagelo que bate en esta hendidura es el principal responsable del movimiento de avance.

Cerca de la mitad de las especies de dinoflagelados son fotosintéticas o mixótrofas. Unas pocas poseen algas verdes viviendo de forma endosimbiótica dentro de las vacuolas de sus citoplasmas. El resto son exclusivamente heterótrofas. Los dinoflagelados mixótrofos y heterótrofos absorben las moléculas orgánicas disueltas o ingieren las partículas de alimentos. Algunas especies se alimentan a través de un pedúnculo, que extienden temporalmente a través de un agujero en las placas.

Algunos dinoflagelados fotosintéticos, denominados zooxantelas, viven simbióticamente en esponjas, anémonas de mar, corales, moluscos y otros animales (Figura 18.4). Las algas se encuentran protegidas de los depredadores por

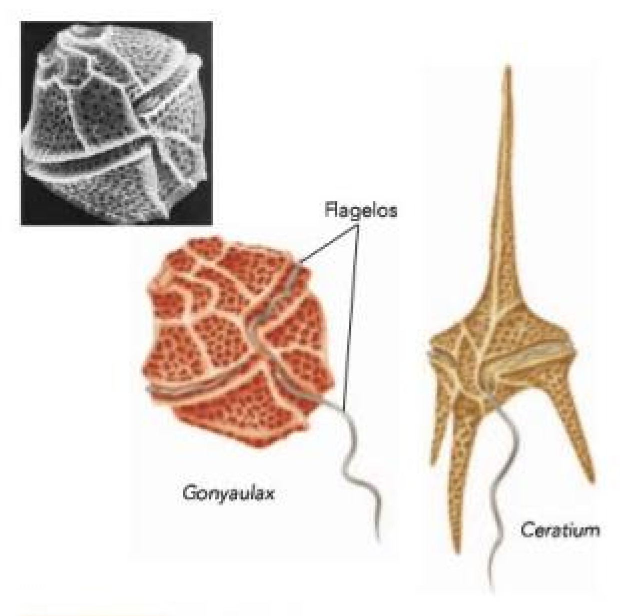



**Figura 18.3.** **Dinoflagelados.**
Las placas rígidas de celulosa que poseen los dinoflagelados por debajo de la membrana plasmática otorgan a muchos su peculiar forma. Estas algas unicelulares giran a medida que se mueven por el agua, propulsadas por dos flagelos situados en surcos perpendiculares.



**Figura 18.4.** **Zooxantelas en una almeja gigante.**
Las almejas gigantes, como esta *Tridacna*, sirven de huéspedes para millones de dinoflagelados (*Symbiodinium microadriaticum*), que viven simbióticamente como zooxantelas en el colorido manto de la almeja. La fotosíntesis de zooxantelas proporciona a la almeja la mayor parte de su alimento.

el huésped y pueden secretar el 50% o más de sus productos fotosintéticos, principalmente en forma de glicerol, hacia el huésped. En gran medida, el crecimiento de arrecifes de coral en los mares tropicales es posible gracias a zooxantelas. Los investigadores han sugerido que las formas complejas y variadas de los corales son adaptaciones que maximizan la tasa de fotosíntesis de estas algas.

Los dinoflagelados sintetizan un número de compuestos letales que interfieren con la función de los sistemas nerviosos animales. Uno de estos compuestos, la saxitoxina, la produce el dinoflagelado *Gonyaulax*. La saxitoxina bloquea los canales de iones de sodio en la membrana plasmática de las células nerviosas, evitando así que las células generen impulsos nerviosos. Los moluscos que se alimentan por filtración y que ingieren *Gonyaulax*, como las almejas, ostras, vieiras y mejillones, pueden absorber y concentrar la toxina sin verse dañados. No obstante, las personas que comen estos moluscos portadores de la toxina pueden sufrir una parálisis por envenenamiento con marisco, una afección que comienza con una sensación de hormigueo en la boca y en la cara, y es seguida de una parálisis que se extiende por todo el cuerpo. La muerte se produce a las 12 horas. No existe antídoto para la saxitoxina.

Las toxinas de los dinoflagelados se convierten en un problema cuando las condiciones para la reproducción asexual de estas algas son óptimas. En estas condiciones, la población se expande rápidamente, un fenómeno conocido como **afloramiento (bloom)**. Debido a que los dinoflagelados contienen pigmentos accesorios (xantofilas) de color amarillento o rojizo, los afloramientos en los que participan dinoflagelados marinos pueden cambiar el color del agua del mar produciendo lo que comúnmente se denomina «marea roja» (Figura 18.5a). Las mareas rojas suelen activarse por la introducción de nutrientes en el agua de la superficie, ya sea por el ascenso del agua más profunda o por las aguas de escorrentía agrícolas que contienen fertilizantes y desechos del ganado. Otros factores que contribuyen a las mareas rojas son los vientos que mueven el fitoplancton hacia la costa, las altas temperaturas del agua cerca de la superficie y los días brillantes y soleados. Como resultado, durante el verano suele producirse el envenenamiento de peces y otros animales. La Biblia (Éxodo 7:17) recoge la primera de las plagas que asoló Egipto, apuntando que el agua del río se torno sangre, los peces murieron, el agua hedía y los egipcios no podían beberla. Muy probablemente, esta plaga fue un afloramiento de dinoflagelados. Algunos depósitos de petróleo, incluidos aquellos en el Mar del Norte cercanos a la costa de Inglaterra, son producto de repetidos y masivos afloramientos de dinoflagelados. Los esquistos bituminosos asociados a estos depósitos suelen ser ricos en restos de dinoflagelados y en compuestos derivados, de los que son típicos en estas algas.



(a)



(b)

**Figura 18.5.** Muestras de dinoflagelados.

(**a**) Una marea roja es provocada por el rápido crecimiento de las poblaciones de dinoflagelados en las áreas costeras. (**b**) Bahía Mosquito, en Puerto Rico, es muy conocida por sus manifestaciones de bioluminiscencia, que se producen cuando se remueve el agua.

Las muertes masivas de peces, en la década de 1980, en varios estuarios de Carolina del Norte se vincularon con afloramientos del dinoflagelado *Pfiesteria piscidia*. Probablemente, los afloramientos comenzaron cuando los desechos ricos en nutrientes de las granjas de cerdos escaparon de los estanques y se adentraron en los estuarios. La determinación de si los afloramientos de *Pfiesteria* provocaron la muerte de los peces o simplemente la acompañaron precisa de una investigación más profunda. Antes de la década de 1980, *Pfiesteria* era desconocida en el mundo científico, y su ciclo vital todavía no ha sido del todo descrito. Originalmente, se creía que el organismo tenía un ciclo vital complejo de al menos dos docenas de fases, incluidas las formas ameboideas productoras de toxinas. No obstante, recientes investigaciones sugieren que *Pfiesteria* podría tener sólo siete fases, algo más típico de otros dinoflagelados, y que no existen formas ameboideas en su ciclo vital. Los investigadores han producido ahora muestras fluorescentes que se unen a secuencias de nucleótidos únicas en el ADN de *Pfiesteria*, proporcionando así una herramienta para la identificación positiva de las fases vitales de este dinoflagelado.

*Pfiesteria* es un mixótrofo que engulle otras algas y utiliza sus cloroplastos en la fotosíntesis durante unas pocas semanas. Los científicos no están seguros de si también puede fabricar sus propios cloroplastos. Cuando las células enquistadas de *Pfiesteria* detectan sustancias secretadas por peces vivos, el dinoflagelado puede comenzar a producir toxinas que activan el desarrollo de células flageladas depredadoras. Las toxinas inmovilizan a los peces, así como a otros animales acuáticos, y pueden contribuir a la producción de heridas abiertas por las que las células flageladas se alimentan. Estas heridas pueden también atraer a otros organismo depredadores y productores de toxinas. En el ser humano, las toxinas asociadas con los afloramientos de *Pfiesteria* provocan una variedad de síntomas como náuseas, dolor de cabeza, ardor ocular, dificultad para respirar y dificultad para hablar.

Algunos dinoflagelados son bioluminiscentes: emiten luz utilizando la enzima luciferasa para catalizar la oxidación de la luciferina. Cada célula produce un destello por día y puede brillar vagamente durante largos períodos cuando se la perturba. Mientras que el valor adaptativo de la bioluminiscencia de los dinoflagelados sigue siendo discutido, la producción de luz combinada de millones de estas algas microscópicas es suficiente para hacer que los océanos brillen durante la noche (Figura 18.5b). La luminiscencia nocturna de los mares tropicales ha sido destacada y considerada por muchos autores, como Samuel Taylor Coleridge en *La balada del viejo marinero*:

> «Torna tomando en ronda tumultuosa
> Danzan por la noche los fuegos fatuos,
> Y el agua, como el óleo de una bruja,
> Hierve, color azul y verde y blanco1.»

## Las diatomeas (filo Bacillariophyta) forman paredes celulares de sílice

Las diatomeas crecen en agua dulce y salada y en la vegetación húmeda de la tierra. En el océano, comúnmente se

[1] Edición de El Aleph.

localizan en regiones frescas o frías, incluso cerca de mares de hielo o en ellos. Algunas especies viven fijas a un substrato, pero otras nadan libremente y, junto con los dinoflagelados, son las principales constituyentes del fitoplancton. Las diatomeas planctónicas podrían ser responsables de un cuarto de la fotosíntesis de la Tierra. Las diatomeas han existido durante unos 250 millones de años y se han identificado más de 5.600 especies vivas. Algunos botánicos calculan que el número real de especies vivas podría ser de más de 100.000.

La singular estructura característica de las diatomeas son sus paredes celulares, o *frústulos*, que poseen diseños elaborados, ornamentados y numerosos poros diminutos (Figura 18.6). Algunas diatomeas segregan a través de los poros una sustancia gelatinosa denominada mucílago, que les permite moverse planeando. Cada frústulo consta de dos mitades, una apenas mayor que la otra, que encajan como la parte superior e inferior de una placa Petri. Los frústulos están compuestos de sílice (dióxido de silicio, $SiO_2$), el principal componente del vidrio. Por ello, el crecimiento de las diatomeas depende en gran medida de la presencia del suficiente sílice disuelto en el agua. Las diatomeas que se encuentran fijas en zonas de corrientes viven mejor si la corriente es fuerte, pues ésta asegura un suministro continuo de sílice.

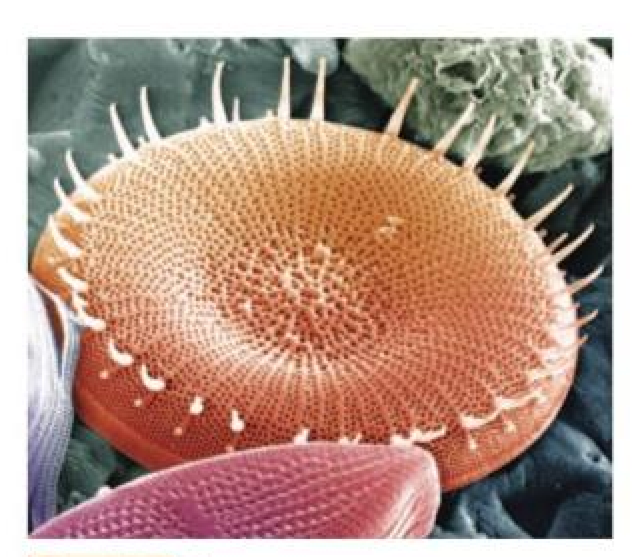


**Figura 18.6.** **Diatomeas.**

Las formas variadas e intrincadas de las diatomeas se deben a las paredes de las células, o frústulos, que contienen sílice. Esta micrografía coloreada de una diatomea, obtenida con un microscopio electrónico de barrido, muestra los numerosos poros de su frústulo.

La acumulación de sílice en sus frústulos hace que las diatomeas posean una densidad de, aproximadamente, dos veces y media la del agua marina. Con todo, las diatomeas se mantienen a flote almacenando aceite, que es menos denso que el agua. El aceite también sirve como reserva de alimentos. Durante el día, las diatomeas que nadan libremente varían de densidad, produciendo o utilizando aceites y cambiando por tanto su posición vertical en la columna de agua. En algunos enclaves marinos, se localiza una capa de diatomeas a una profundidad de unos 100 metros. A tal profundidad, la intensidad de la luz es bastante baja, pero las diatomeas duplican su cantidad de clorofila y utilizan la luz azul-verdosa que les llega para incrementar la eficacia de la fijación de carbono.

Las diatomeas se reproducen fundamentalmente de manera asexual, mediante mitosis. Cada célula hija hereda una mitad del frústulo de la célula madre y fabrica la mitad restante. En ambas células hijas, la mitad de nueva fabricación encaja dentro de la mitad que procedía de la célula madre. Por lo tanto, la célula hija que hereda la mitad mayor será del mismo tamaño que la célula madre, mientras que la célula hija que hereda la mitad menor será más pequeña que la célula madre. Este proceso hace que el tamaño de las células en algunas líneas decrezca con cada generación. La reproducción sexual se produce cuando las células que alcanzan cierto tamaño mínimo experimentan meiosis y producen ovocélulas o espermatozoides. La fecundación da lugar a la formación de un zigoto, que crece, fabrica un nuevo frústulo y se convierte en una diatomea de tamaño normal.

Los frústulos de la mayoría de las diatomeas muertas se disuelven, pero aquellos que no lo hacen caen al fondo de los océanos o lagos y fosilizan. Debido a su contenido en sílice, los frústulos constituyen excelentes fósiles. Mediante la percepción de cambios en la frecuencia de determinados fósiles de diatomeas en diferentes capas del fondo de un océano o un lago, los paleontólogos pueden reconstruir los cambios climáticos prehistóricos. La acumulación de frústulos fosilizados es el principal componente de la tierra de diatomeas. Existen enormes depósitos de tierra de diatomeas de hasta 200 metros de grosor cerca de Lompoc, en California, que constituyen explotaciones mineras extensivas. La tierra de diatomeas se utiliza como abrasivo en los pulimentos, como filtro para los líquidos en la fabricación del azúcar y como aislante en altos hornos. También se utilizó durante un tiempo como ingrediente de la pasta dentífrica hasta que los odontólogos descubrieron que daña el esmalte dental.

## Las algas verdeamarillentas (filo Xanthophyta) son miembros importantes del fitoplancton de agua dulce

Las más de 600 especies de algas verdeamarillentas viven fundamentalmente en aguas dulces, aunque algunas se encuentran en el océano o en suelos pantanosos. Las formas de vida libre son una parte importante del fitoplancton, especialmente en las aguas dulces y en algunas marismas. Aunque en general las algas verdeamarillentas son unicelulares, algunas especies forman colonias o largos filamentos de células (Figura 18.7). Otras son **cenocíticas**, con una única masa citoplásmica, que contiene numerosos núcleos sin particiones internas que los separen. La mayoría de las algas verdeamarillentas poseen dos flagelos que surgen de ambos extremos de la célula. Uno, denominado *flagelo tinsel*, posee mastigonemas y hace que la célula avance. El otro, denominado *flagelo de tipo látigo*, es suave y hace que la célula retroceda.

Algunas especies de algas verdeamarillentas son útiles sistemas modelo para investigar el movimiento de los cloroplastos, común en otras algas y en las plantas. Por ejemplo, en el alga verdeamarillenta cenocítica *Vaucheria*, los cloroplastos se mueven hacia el centro de la célula, con luz tenue, y hacia los extremos de la misma, con luz brillante. En la oscuridad, los cloroplastos se distribuyen uniformemente. La célula actúa como una lente para enfocar la luz hacia el centro de sí misma, de forma que la respuesta a la luz brillante puede proteger a los cloroplastos de un daño inducido por dicha luz. Esta respuesta es activada por un receptor de luz azul, que desencadena una red de fibras de actina que mueven los cloroplastos. En realidad, es todo el citoplasma el que se mueve y no sólo los cloroplastos, pues éstos transportan otras estructuras celulares con ellos.

La reproducción en las algas verdeamarillentas es esencialmente asexual e implica la fragmentación de filamentos o la formación de esporas, entre otros métodos. Las esporas se forman en el interior de la pared celular y se liberan cuando ésta se rompe. Sólo se conocen dos géneros, incluido *Vaucheria*, que poseen reproducción sexual.

## Las algas doradas (filo Chrysophyta) forman esporas únicas, latentes

Las algas doradas (Figura 18.8) comprenden unas 1.000 especies, en su mayoría planctónicas de agua dulce y agua marina. Generalmente, sus células poseen un cloroplasto grande, así como dos flagelos de longitudes diferentes, que emergen perpendicularmente entre sí desde cada extremo de la célula. Un detector de luz a la sombra de una mancha ocular se localiza en la base del flagelo corto, cerca del extremo del cloroplasto.

Algunas algas doradas son mixótrofas y se alimentan de bacterias y de materia orgánica muerta, que conducen ha-

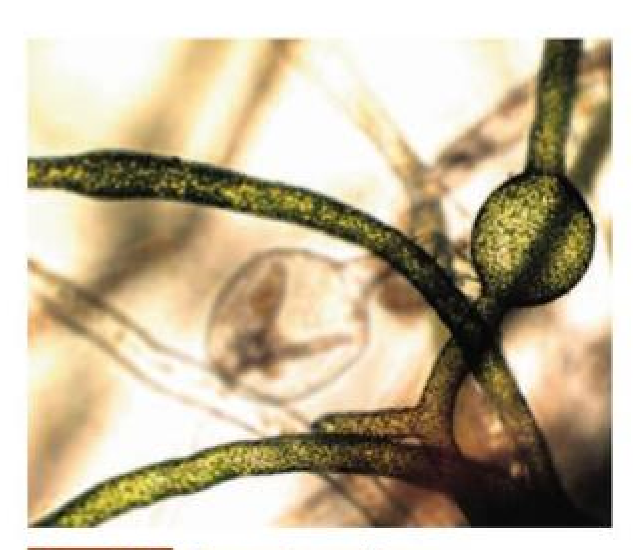


**Figura 18.7.** Algas verdeamarillentas.
*Vaucheria*, un alga cenocítica tubular, crece en las rocas de las zonas intermareales.



**Figura 18.8.** *Synura*, un alga dorada colonial.

cia el extremo flagelado de la célula con el movimiento de los flagelos. El alimento se ingiere mediante *fagocitosis*, una forma de endocitosis (*véase* el Capítulo 10), en la que se engullen grandes partículas o incluso células completas. Las algas doradas mixótrofas suelen reducir su tasa de fotosíntesis y el tamaño de su cloroplasto cuando hay abundancia de alimentos.

Una característica única de las algas doradas es la formación de esporas latentes, denominadas *estatosporas*, que se encuentran contenidas en una pared de sílice. Las estatosporas comprenden el núcleo, el cloroplasto, los cuerpos basales, el aparato de Golgi y muchas mitocondrias y ribosomas. Las vacuolas y algunos ribosomas y mitocondrias se pierden, al igual que ambos flagelos. Normalmente, las algas doradas forman estatosporas en otoño, las cuales germinan en primavera. Para las especies que habitan en estanques y lagos superficiales que se congelan por completo durante el invierno, las estatosporas les otorgan un valor de supervivencia notable. Caen hacia el fondo y se establecen en el fango, portando las células de las algas de manera segura durante los meses invernales.

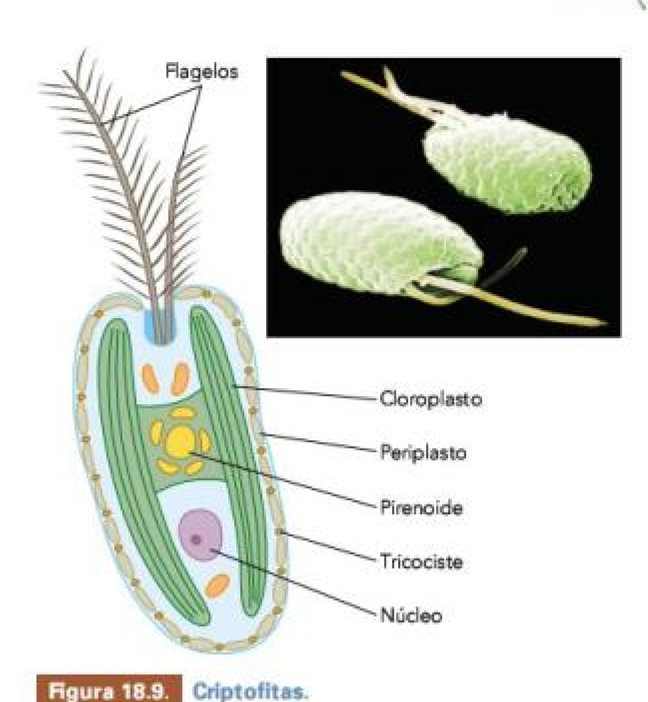



**Figura 18.9. Criptofitas.**
Una criptofita posee dos flagelos, un periplasto compuesto de placas de proteínas, y tricocistes distribuidos por la periferia celular.

## Las criptofitas (filo Cryptophyta) utilizan eyectosomas para una huida inmediata

Las criptomonadas (del griego *kryptos*, «escondido», y *monos*, «único») se llaman así porque suelen tener menos de 50 micrómetros de diámetro y, por tanto, pasan desapercibidas con facilidad. Entre las 200 especies de criptofitas, algunas son fotosintéticas, otras son heterótrofas y muchas son probablemente mixótrofas. Fundamentalmente habitan en agua fría, tanto en océanos como en lagos. Pese a su pequeño tamaño, las criptofitas pueden constituir el grueso del fitoplancton en las temporadas en las que las poblaciones de dinoflagelados y diatomeas decrecen. Los grandes afloramientos de criptofitas suelen producirse en aguas cercanas a los Polos y en otros lugares, como Bahía de Chesapeake, en el Estado norteamericano de Maryland.

Cada célula criptofita posee dos flagelos, uno con pelillos largos en ambos lados, el otro con pelillos cortos en un solo lado (Figura 18.9). Justo en el interior de la membrana plasmática y adherida a ella se encuentran las placas de proteínas, cuya forma depende de la especie. El conjunto de la membrana y las placas se denomina *periplasto*. Además de la clorofila *a* y *c*, las criptofitas poseen un pigmento accesorio de ficobilina, ya sea ficoeritrina o ficocianina. Las diferentes combinaciones de pigmentos producen una gama de colores que varía del amarillo verdoso al azul, rojo o marrón.

Una característica distintiva de las criptofitas es la presencia de unas estructuras, denominadas *eyectosomas*, que recorren la periferia celular y la depresión de la que surgen los flagelos. Los eyectosomas son bandas alargadas y estrechas de proteínas que se encuentran muy enrolladas, como una cinta métrica enrollable. Se desenrollan rápidamente cuando son liberados e impulsan a la célula en la dirección opuesta. Su despliegue puede permitir a las criptofitas escapar de depredadores o, en el caso de criptofitas heterótrofas o mixótrofas, capturar su presa.

## Las haptofitas (filo Prymnesiophyta) poseen un haptonema móvil característico

La mayoría de las cerca de 300 especies conocidas de haptofitas habitan en el océano, donde son miembros importantes del fitoplancton, especialmente en la zona de los Trópicos. En el Atlántico medio, son responsables, aproximadamente, del 50% de la fotosíntesis. Existen también unas pocas especies de agua dulce, así como terrestres. Es-

tas algas son extremadamente pequeñas, por lo general, de unos pocos micrómetros de diámetro. Cada célula posee dos cloroplastos en forma de disco y una serie de plastidios de color amarillo dorado. En la mayoría de las especies, la superficie de la célula se encuentra cubierta por pequeñas escamas planas, que pueden estar compuestas de celulosa o de carbonato cálcico. Las que contienen carbonato cálcico se denominan *cocolitos* (Figura 18.10). Los Acantilados Blancos de Dover, en Inglaterra, están compuestos en gran medida por cocolitos fosilizados.

La característica definitoria de las haptofíceas es su *haptonema*, un filamento móvil formado por tres membranas que rodean siete microtúbulos. El haptonema está situado entre dos flagelos de tipo látigo, pero no es un flagelo en sí, pues carece del patrón de microtúbulos 9 + 2 típico de los flagelos eucarióticos. No golpea como un flagelo, ni se utiliza para la locomoción. Por el contrario, el haptonema se utiliza para adherir la célula a superficies, y puede ayudar a esquivar obstáculos. También se utiliza para atraer y reunir el alimento, así se sustentan la nutrición mixótrofa de muchas haptofíceas.

Las células de la haptofícea *Phaeocystis* se agrupan para formar colonias gelatinosas. Producen filamentos muy rizados de quitina (que aparentemente no son haptonemas) que brotan de la célula, formando una red que puede mantener a la colonia unida y adherirla a estructuras como redes de pesca. *Phaeocystis* contiene grandes concentraciones de compuestos que absorben la luz ultravioleta (UV), que parecen proteger a las células del daño causado por la irradiación UV. Otras algas, como las diatomeas, parecen ser más sensibles a la luz UV. En consecuencia, mientras que la aparición del agujero de ozono sobre la Antártida ha provocado un declive en el número de diatomeas en aguas antárticas, las poblaciones de *Phaeocystis* en la misma zona han aumentado de manera espectacular.

*Phaeocystis* también libera a la atmósfera grandes cantidades de dimetilsulfato, un compuesto que sirve de núcleo para la condensación de nubes. Las nubes bloquean parcialmente tanto la luz UV como la luz visible utilizada para la fotosíntesis. En un ejemplo de retroalimentación negativa, a medida que *Phaeocystis* disminuye su tasa de fotosíntesis, libera menos dimetilsulfato, y la cobertura de la nube se vuelve menos densa.

## Repaso de la sección

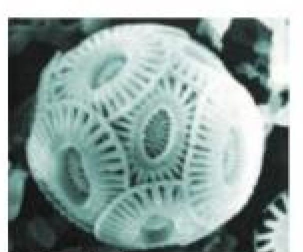
1. **Describe la estructura y la función del periplasto en *Euglena*.**
2. **¿Qué es lo que produce una marea roja?**
3. **¿Por qué las diatomeas requieren de la reproducción sexual después de varias rondas de reproducción asexual mediante mitosis?**
4. **¿Qué son los eyectosomas y cómo se utilizan?**

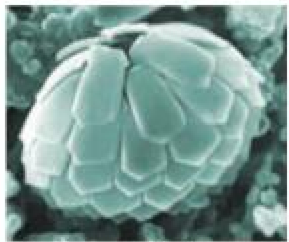
# Algas pluricelulares

Tres filos (Phaeophyta, Chlorophyta y Rhodophyta) comprenden las algas pluricelulares de diferenciación celular compleja y cierto nivel de organización de tejidos. Mientras que Chlorophyta incluye también a muchas especies unicelulares, Phaeophyta y Rhodophyta son casi exclusivamente pluricelulares. Las formas pluricelulares marinas son las algas marinas superiores. La reproducción sexual es común en estos tres filos, y muchas especies presentan complejos ciclos vitales con alternancia de generaciones. Recordemos del Capítulo 6, que en tales ciclos vitales, se alternan entre sí dos formas pluricelulares: una forma diploide y productora de esporas, denominada *esporófito*, y una forma haploide y productora de gametos, denominada *gametófito*.

## En muchas algas pardas (filo Phaeophyta), las generaciones alternas son heteromorfas

Existen unas 1.500 especies de algas pardas, la mayoría de las cuales son marinas. Este grupo comprende las lamina-


*Emiliania huxleyi*


*Florisphaera profunda*


*Umbellosphaera tenuis*

**Figura 18.10.** **Haptofíceas.** Muchas haptofíceas están cubiertas por escamas de carbonato cálcico denominadas *cocolitos*.

rias gigantes, como *Macrocystis* y *Nereocystis*, así como especies diminutas del tipo de *Ralfsia expansa*, conocida comúnmente como *costra negra*, dado que parece una mancha de alquitrán en una roca. Sus plastidios poseen grandes cantidades de fucoxantina, un pigmento accesorio carotenoide que otorga a estas algas un color marrón aceituna.

Todas las algas pardas son pluricelulares y poseen un cuerpo parecido al de una planta conocida como **talo** (del griego *thallos*, «brote»). Como se observa en la Figura 18.11, el talo de una laminaria posee tres partes principales: un **rizoide** parecido a una raíz, que ancla el tallo al substrato; una especie de tallo, a menudo hueco, denominado **cauloide** o **estípite**, y varios **filoides** planos, que proporcionan la mayor parte de la superficie para la fotosíntesis. Algunos talos poseen flotadores llenos de gas, o vesículas aeríferas, en la base de las filoides. Los flotadores ayudan a mantener los filoides cerca de la superficie, donde la luz solar es más intensa. Con todo, es importante tener en cuenta que pese a su parecido superficial con la estructura de una planta, los rizoides, cauloides y filoides carecen del tejido vascular característico de las raíces, tallos y hojas verdaderos.

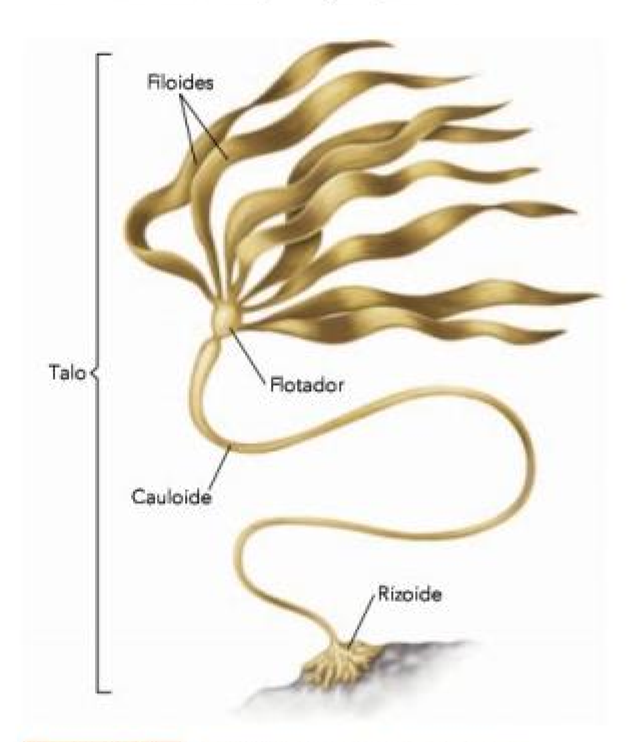



**Figura 18.11.** Estructura del talo de un quelpo.

El alga parda *Nereocystis* posee un cuerpo, o talo, típico de muchas algas. Los filoides fotosintéticos están suspendidos gracias a un flotador lleno de gas. El cauloide con forma de tallo conecta el flotador y los filoides con el rizoide de anclaje.

Numerosas algas pardas de gran tamaño, incluida la *Laminaria* (Figura 18.12), poseen un ciclo vital en el que se produce una alternancia de generaciones **heteromorfas**. En este tipo de ciclos vitales, el esporófito y el gametófito son muy diferentes en apariencia. El esporófito es largo y conspicuo, mientras que el gametófito es microscópico. Algunas células en los filoides del esporófito se convierten en esporangios, que producen esporas haploides móviles conocidas como *zoosporas*. Todas las zoosporas parecen iguales, pero algunas se convierten en gametófitos masculinos y otras en gametófitos femeninos. Investigaciones recientes indican que los gametófitos de algunas algas pardas son simbiontes en las paredes celulares de las algas rojas. Los gametófitos contienen **gametangios**, que son estructuras (células únicas, en el caso de los gametófitos de *Laminaria*) que producen gametos. Cada gametangio masculino, denominado **anteridio**, libera un espermatozoide móvil. Cada gametangio femenino, denominado **oogonio**, contiene una ovocélula. Cuando son fecundadas, las ovocélulas permanecen adheridas al gametófito femenino y se convierten en nuevos esporófitos.

En la mayoría de las algas pardas con generaciones heteromorfas, el esporófito aparece en verano, y el gametófito en estaciones más frías. El esporófito grande está adaptado para maximizar la fotosíntesis, que es más productiva en los largos días estivales. Durante el otoño y el invierno, cuando los días son más cortos y el clima suele ser tormentoso, la forma pequeña del gametófito, más firmemente adherida, puede ser más adaptativa.

## Las algas rojas (filo Rhodophyta) presentan complejos ciclos de vida con tres fases pluricelulares

Las algas rojas podrían haber sido los primeros eucariotas en formarse mediante endosimbiosis con procariotas fotosintéticos. La mayor parte de las cerca de 5.000 especies son marinas; menos de 100 especies identificadas viven en agua dulce. La gran mayoría de las algas rojas son pluricelulares, y sus talos miden unos 10 centímetros de longitud. Las diferentes especies pueden ser de vida libre, epífitas o parásitas. Las ficobilinas y los carotenoides otorgan a las algas rojas, como *Rhodymenia pseudopalmata* (Figura 18.13a), su característico color rosa o rojo.

Las paredes celulares de las algas rojas poseen celulosa como armazón, pero son en su mayoría mucílagos con agar y carragenanos, los cuales son polímeros de galactosa (un azúcar similar a la glucosa) y se comercializan como espesantes. Muchas algas rojas forman capas de carbonato

Gametófito masculino (n)
Zoosporas germinantes (n)
Anteridios
Ovocélula (n)
Espermatozoide (n)
Oogonios
Zoosporas (n)
Gametófito femenino (n)
n
Meiosis
Fecundación
2n
Esporangios
Zigoto (2n)
Esporófito en desarrollo (2n)
Gametófito femenino maduro (n)
Esporófito maduro (2n)

**Figura 18.12.** **Ciclo vital de *Laminaria*, un alga parda.**

Los esporangios en los filoides del gran esporófito producen zoosporas, que se convierten en gametófitos masculinos y femeninos microscópicos. Los anteridios en los gametófitos masculinos liberan espermatozoides, los cuales fecundan las ovocélulas de los oogonios de los gametófitos femeninos. Los zigotos resultantes se convierten en nuevos esporófitos.

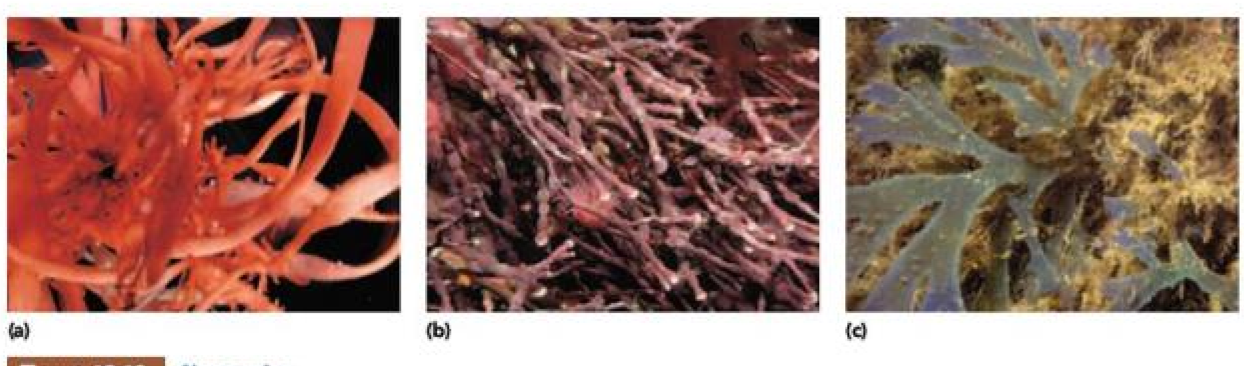



**Figura 18.13.** **Algas rojas.**

**(a)** *Rhodymenia pseudopalmata.* **(b)** Un alga coralina. **(c)** *Chondrus crispus.*

cálcico en sus paredes celulares. Estas algas se conocen comúnmente como *algas coralinas* (Figura 18.13b). No obstante, no todas las algas rojas son rojas. Existen especies que no contienen tanta cantidad de estos pigmentos accesorios, como *Chondrus crispus* (Figura 18.13c), que son con frecuencia de color azul verdoso o aceituna.

Las algas rojas son quizás más conocidas por la complejidad de sus ciclos vitales. La mayoría poseen tres fases pluricelulares: un gametófito haploide y dos esporófitos diploides. Una de las fases de esporófito, conocida como *tetrasporofito*, produce esporas, denominadas *tetrásporas*, mediante meiosis. Las tetrásporas germinan y se convierten en gametófitos masculinos o femeninos. Los gametófitos masculinos liberan gametos no flagelados, denominados *espermacios*, que son transportados por las corrientes de agua hasta los huevos de los gametófitos femeninos (las algas rojas son las únicas que no poseen células flageladas durante ninguna etapa de su ciclo vital). Tras la fertilización, el zigoto se divide repetidamente mediante mitosis, produciendo la segunda fase del esporófito, el *carposporofito*, que permanece adherido al gametófito femenino. El carposporofito libera esporas denominadas *carpósporas*, que se desarrollan para formar nuevos tetrasporofitos.

Nadie conoce a ciencia cierta el origen evolutivo o la ventaja adaptativa de semejante ciclo vital. Una teoría especula que, como la carencia de gametos flagelados hace que la fecundación sea más improbable, existe una ventaja al tener un ciclo vital que maximiza la fecundación cuando ésta se produce. De acuerdo con esta perspectiva, el carposporofito representa una etapa de amplificación, con el potencial de producir numerosos tetrasporofitos de cada zigoto.

## Las algas verdes (filo Chlorophyta) comparten un ancestro común con las plantas

La mayoría de las algas verdes viven en agua dulce, aunque muchas habitan en el océano fijadas al sustrato o como parte del fitoplancton. Otras son terrestres y crecen en lugares húmedos favorecidos por la presencia de musgos y helechos, o incluso en la nieve (*véase* el cuadro *El fascinante mundo de las plantas* en esta misma página).

## EL FASCINANTE MUNDO DE LAS PLANTAS

### Nieve con olor a sandía

En lo alto de las montañas del oeste de Norteamérica, los excursionistas y campistas suelen encontrarse neveros de nieve con un tinte rosado o rojo. El aire del lugar tiene aroma a sandía. Lamentablemente, la nieve tiene el olor, pero no el sabor de esta fruta.

Sorprendentemente, la nieve con olor a sandía se debe a varias docenas de especies de cianobacterias y «algas de nieve», incluida el alga verde *Chlamydomonas nivalis* (*nivalis* es la palabra latina para «nival»). Además de la clorofila, numerosas algas de nieve contienen una elevada concentración de carotenoides naranjas o rojos, que aparentemente protegen las células de un exceso de luz UV, que penetra a través de la atmósfera más fina en las zonas más altas y se refleja en la nieve. Desde mediados hasta finales del verano, las algas florecen, produciendo extensas áreas de nieve con aroma a sandía que contienen millones de células por cada porción.

Las algas de nieve obtienen los minerales de la suciedad y el polvo que se depositan sobre ésta. Las algas sirven como alimento para una variedad de protistas, invertebrados, aves y mamíferos, que constituyen una cadena alimentaria basada en la producción primaria de algas. Durante el invierno, las algas permanecen en estado de dormancia. Comienzan a crecer de nuevo durante los deshielos rápidos de los veranos alpinos.



Nieve con olor a sandía.

Las algas verdes también establecen relaciones simbióticas con otros organismos. Por ejemplo, algunos líquenes (*véase* el Capítulo 19) son asociaciones entre hongos y algas verdes. Los hongos proporcionan protección y humedad, mientras que las algas aportan el azúcar producido en la fotosíntesis. Al igual que las plantas, las algas verdes poseen clorofila *a* y *b*, y almacenan almidón en el interior de los plastidios como reserva de alimento. Estas y otras similitudes sugieren manifiestamente que las algas verdes y las plantas evolucionaron a partir de un ancestro común.

Existen unas 7.500 especies de algas verdes en varias clases, tres de las cuales estudiaremos en el resto de este capítulo: Chlorophyceae, Ulvophyceae y Charophyceae. Las clases difieren en la posición y anclaje de los flagelos, en el momento en el que los husos desaparecen en la telofase y en cómo se produce la citocinesis después de la división nuclear.

### *Clase Chlorophyceae*

La mayoría de las clorofíceas son unicelulares o coloniales. Una de las mejor estudiadas es *Chlamydomonas*, un alga unicelular de agua dulce que se encuentra comúnmente en los estanques. Cada célula posee dos flagelos, un único cloroplasto, una mancha ocular roja y una pared celular sin celulosa. Actualmente se está investigando una especie de *Chlamydomonas*, por su potencial como fuente de combustible (*véase* el cuadro *Biotecnología* en esta misma página).

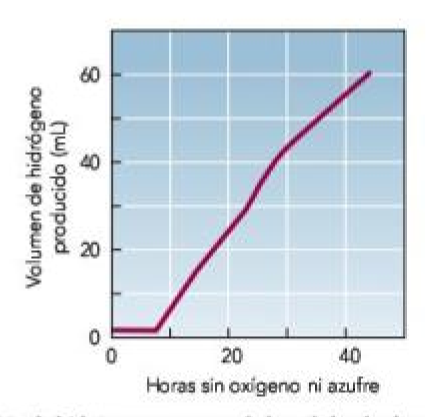
*Chlamydomonas* puede reproducirse sexual o asexualmente (Figura 18.14). Ambos métodos comienzan cuando una célula haploide madura se divide dos o más veces mediante mitosis, produciendo hasta 16 células hijas, que desarrollan flagelos antes de romper la pared celular de la célula madre. En la reproducción asexual, las células hijas son zoosporas y dan lugar directamente a células maduras haploides. En la reproducción sexual, las células hijas

## BIOTECNOLOGÍA

### Algas como combustible alternativo

En medio de la mengua del suministro de combustibles fósiles como el carbón, petróleo y el gas natural, los científicos están considerando optar por fuentes alternativas de energía. La tecnología de las pilas de combustible es objeto de investigación, como un medio eficaz para impulsar los motores de los automóviles. Las pilas de combustible trabajan combinando hidrógeno y oxígeno para producir agua, sin contaminación del aire. En el proceso se libera energía porque los electrones en los enlaces H-O del agua se aproximan al núcleo del oxígeno. La energía liberada se acumula para producir electricidad, que puede emplearse para poner en marcha motores. Actualmente, el hidrógeno se purifica a partir del gas natural, del cual es un componente minoritario. Sin embargo, una fuente sostenible y menos cara de hidrógeno se encuentra en las células vivas. Las investigaciones recientes en el alga *Chlamydomonas reinhardtii* han resaltado su potencial como una importante fuente de suministro de hidrógeno para el combustible. Los investigadores saben, desde hace algún tiempo, que las algas pueden producir pequeñas cantidades de hidrógeno cuando su suministro de oxígeno se interrumpe. Un equipo de científicos de la Universidad de California, en Berkeley, y el *National Renewable Energy Laboratory* («Laboratorio Nacional de Energías Renovables de Estados Unidos»), en Golden, Colorado, descubrieron que, si los cultivos de algas eran privados de oxígeno y azufre, las algas podían mantener una producción elevada del gas hidrógeno durante varios días. En estas condiciones, aparentemente las células generan hidrógeno como parte de una ruta bioquímica alternativa para formar el ATP necesario.

El interés económico de la producción a escala de hidrógeno por medio de las algas resulta enormemente atractivo. Existe además la posibilidad de que la Ingeniería Genética (*véase* el Capítulo 14) pudiera producir cepas de algas con una capacidad incrementada de producir hidrógeno.




**Producción de hidrógeno por parte de las células de algas.**

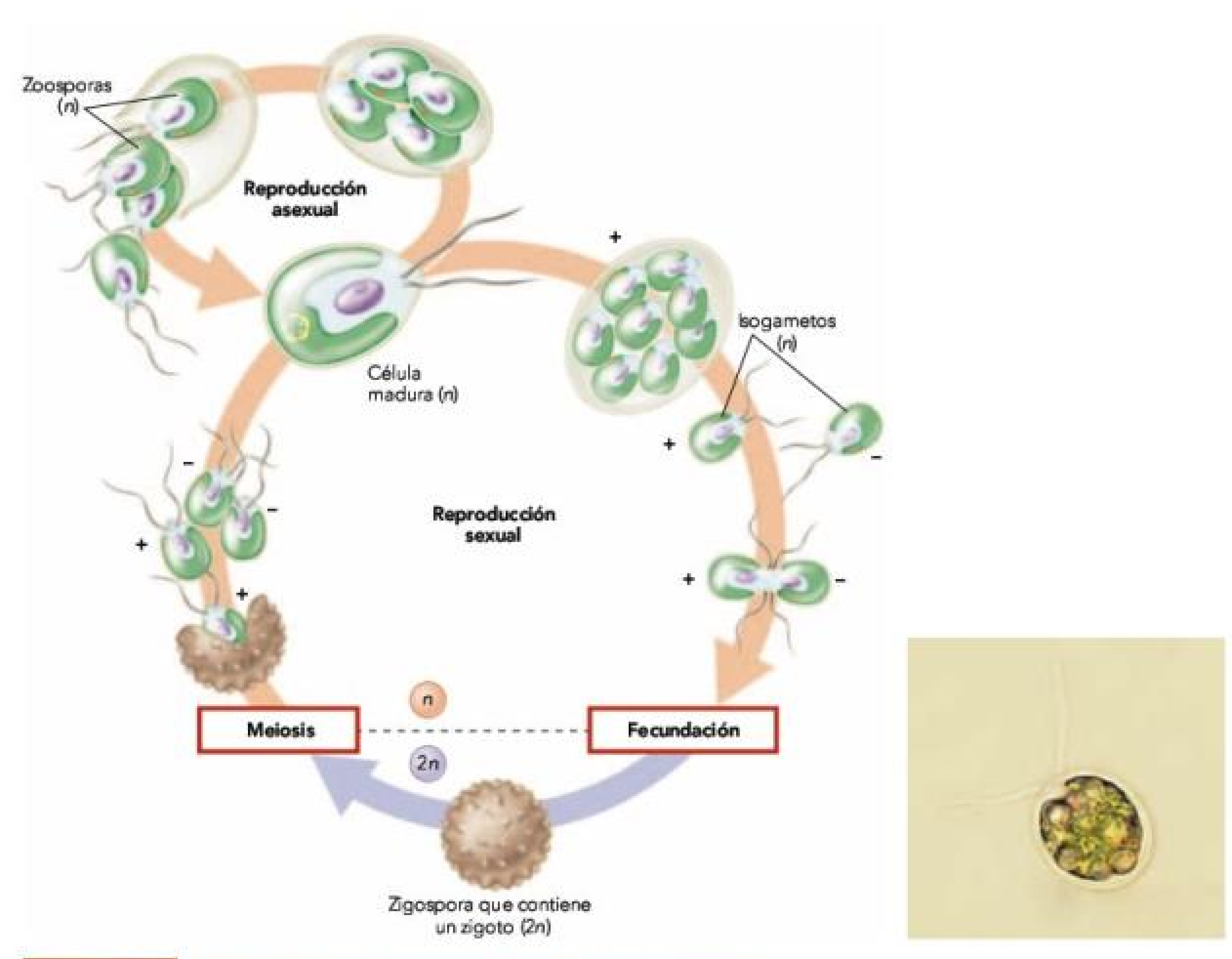



**Figura 18.14.** **Ciclo vital de *Chlamydomonas*, una clorofícea unicelular.**
Una célula madura se divide mediante mitosis para producir hasta 16 células hijas flageladas. En la reproducción asexual, las células hijas (zoosporas) se convierten directamente en células maduras. En la reproducción sexual, las células hijas son isogametos de un tipo de unión (en este caso, +). La fertilización en la que participan dos isogametos de un tipo de unión opuesto produce un zigoto, el cual da origen a cuatro células haploides mediante meiosis, cada una de las cuales puede convertirse en una célula madura.

son gametos. Cada célula madura y todos los gametos que produce son de un *tipo de unión* que se designa como + o –. Los términos *masculino* y *femenino* no son aplicables a *Chlamydomonas*, porque los gametos + y – son idénticos en apariencia. Dichos gametos se conocen como **isogametos**, en lugar de espermatozoides u ovocélulas. La fusión de un gameto + con uno – produce la formación de un zigoto, que secreta una gruesa pared. El zigoto con pared se conoce como *zigospora*. En el interior de la pared, el zigoto produce cuatro células haploides flageladas (dos de cada tipo de unión) mediante meiosis. Entonces, las células rompen la pared y se convierten en células maduras.

Otra clorofícea unicelular, *Chlorella*, se ha estudiado como posible fuente de alimento para el ser humano. Las células de *Chlorella* producen grandes cantidades de carotenoides, pero muy poca celulosa, por lo que son digestibles casi en su totalidad. El contenido seco de las células es casi de un 50% de proteínas. *Chlorella* puede crecer rápidamente utilizando las aguas residuales u otros desechos como fuente de obtención de minerales.

La clorofícea colonial más conocida es *Volvox*, que consta de entre unos pocos cientos y unos pocos miles de células fotosintéticas, dispuestas en una sola capa en la superficie de una esfera hueca (Figura 18.15). Cada célula

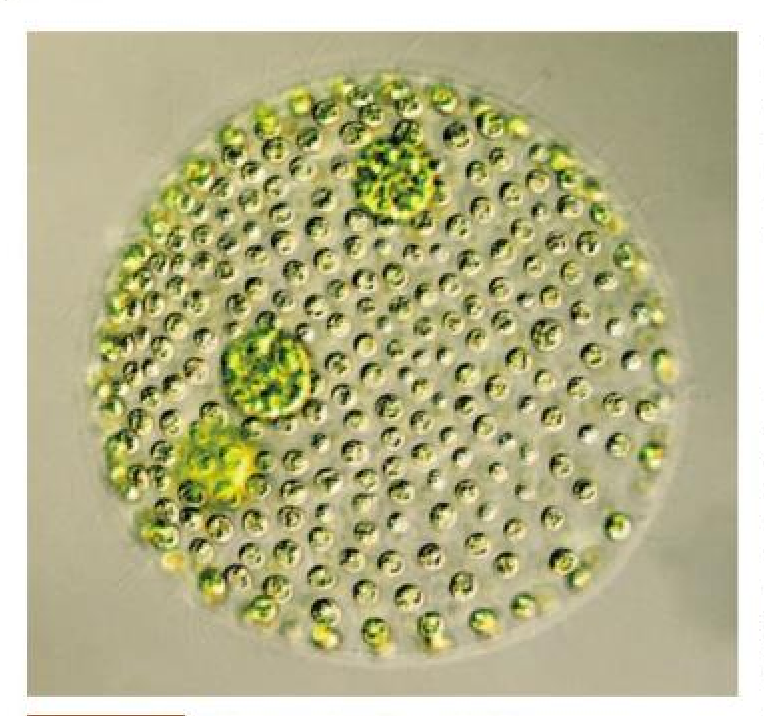


**Figura 18.15.** *Volvox*, **una clorofícea colonial.**
Cada esfera grande es una colonia de entre unos cientos y unos miles de células. Las esferas pequeñas dentro de las grandes son las colonias hijas.

posee dos flagelos en el exterior de la esfera. La absorción de luz por parte de los detectores de luz de las células controla el movimiento de sus flagelos y dirige a la colonia hacia la luz. Las células reproductoras no flageladas están dispersas por la superficie de la esfera. Estas células se dividen mediante mitosis para producir una placa plana de células, que se separa de la superficie interior para formar una pequeña colonia hija, con los flagelos dirigidos hacia el interior. La colonia hija se da la vuelta y escapa de la colonia madre, empleando enzimas para digerir un pequeño hueco de la matriz gelatinosa que hace que la colonia madre permanezca unida.

Existen otras muchas clorofíceas que son coloniales. Por ejemplo, *Botrycoccus* forma colonias flotantes rodeadas por una envoltura semirrígida. Estas algas producen aceite como producto de reserva y se ha sugerido que podrían ser cultivadas en grandes cantidades para fabricar aceite como combustible. Los depósitos de carbón y los esquistos bituminosos del Período Terciario presentan restos de *Botrycoccus*, luego podrían haber sido formados en parte por estas algas.

Es posible que las algas coloniales evolucionaran gradualmente a partir de especies unicelulares. La aparición de la organización colonial podría haber empezado con una mutación que simplemente provocara que células individuales se agruparan. A medida que evolucionaban colonias mayores, su incrementado tamaño podría haberles otorgado una ventaja selectiva, haciéndoles más fácil evitar a los depredadores.

## *Clase Ulvophyceae*

*Ulva*, o lechuga de mar (Figura 18.16), es una ulvofícea marina común. Puede encontrarse adherida a rocas en piscinas naturales y en áreas expuestas cuando la marea está baja. El ciclo vital de *Ulva* comprende una alternancia de generaciones **isomorfa.** Esto es, el gametófito y el esporófito parecen casi idénticos. Ambos son de un verde brillante, y los talos planos parecen una hoja arrugada y fina de lechuga. Los gametófitos de *Ulva*, al igual que las células marinas de *Chlamydomonas*, se designan con un + o – porque producen isogametos de similar apariencia, cada uno de los cuales posee dos flagelos. Los zigotos formados por la fusión de isogametos + y – se convierten en esporófitos, que producen zoosporas con cuatro flagelos. Las zoosporas entonces germinan para formar gametófitos. Los isogametos y las zoosporas son liberados cuando las aguas de una marea mojan por primera vez el talo. Los isogametos nadan hacia la luz, mientras que las zoosporas nadan en sentido contrario a la luz.

Otras dos ulvofíceas dignas de mención son *Acetabularia* y *Cephaleuros*. *Acetabularia* (*véase* la Figura 13.3 del Capítulo 13) se localiza en aguas tropicales, cálidas y protegidas, y durante la mayor parte de su vida es una única célula que alcanza varios centímetros de longitud. Como aprendimos en el Capítulo 13, *Acetabularia* fue objeto de los experimentos cuyo fin era demostrar que el núcleo es el lugar del material hereditario en los eucariotas. *Cephaleuros* vive en las hojas de las plantas de té y es causante de la roya roja, una importante enfermedad de la planta del té y de los cítricos en algunas regiones del mundo.

## *Clase Charophyceae*

Las carofíceas comprenden algas verdes unicelulares, coloniales y pluricelulares. Entre todas las algas, los parien-

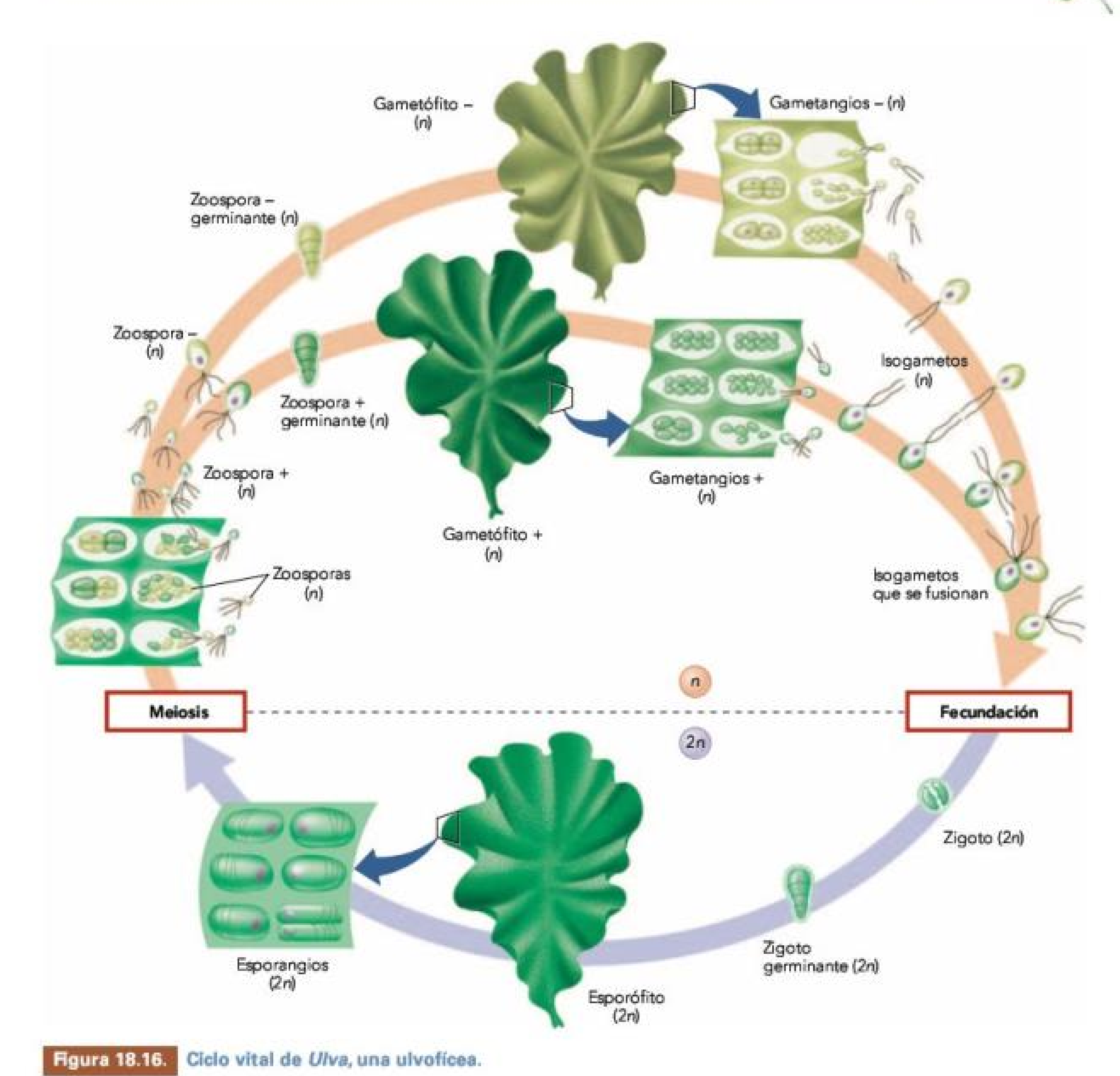
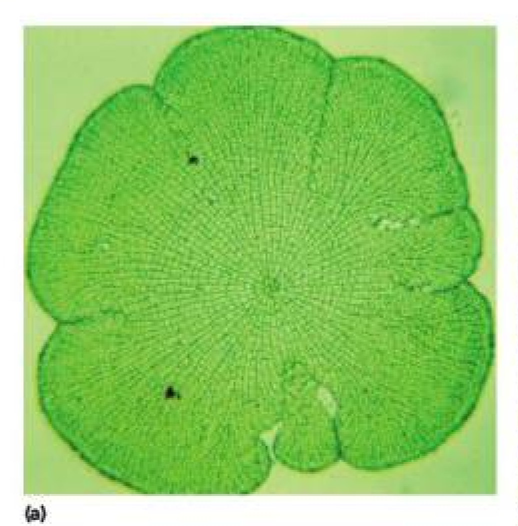



**Figura 18.16.** **Ciclo vital de *Ulva*, una ulvofícea.**

Los esporangios en el esporófito producen zoosporas que germinan para formar gametófitos + y –. Los gametófitos y los esporófitos son muy similares en cuanto a tamaño y apariencia. Los gametangios de los gametófitos liberan isogametos + y –, que se fusionan. Los zigotos resultantes se convierten en esporófitos nuevos.

tes más cercanos a las plantas son dos órdenes de carofíceas: *Coleochateales* y *Charales*. *Coleochateales* incluye a algas filamentosas o en forma de disco que viven en las regiones poco profundas de los lagos de agua dulce, a menudo adheridas a otros organismos. Un ejemplo es *Coleochaete* (Figura 18.17a), que puede encontrarse en las hojas y en otros restos situados en el fondo de los lagos. Las carofíceas del orden Charales poseen paredes celulares mineralizadas que contienen carbonato cálcico y carbonato de magnesio. Las algas de este orden, como *Chara* (Figura 18.17b), poseen talos complejos con verticilos de ramas, nudos y entrenudos. Parecen plantas,


(a)


(b)

**Figura 18.17.** Carofíceas.
(a) *Coleochaete*. (b) *Chara*.

puesto que poseen crecimiento apical, tejidos parecidos a los de las plantas vasculares y células protectoras estériles que cubren los oogonios y anteridios. No obstante, probablemente las células de cobertura en las algas y en los vegetales tengan un origen de desarrollo diferente y no estén, por tanto, relacionadas filogenéticamente.

## Repaso de la sección

1. **Menciona y describe las partes principales del talo de un quelpo.**
2. **Distingue los ciclos vitales de generaciones heteromorfas de los de generaciones isomorfas.**
3. **¿En qué se diferencian los ciclos vitales de la mayoría de las algas rojas de los de otras algas pluricelulares?**
4. **Describe la organización celular de *Volvox*.**

# RESUMEN

## Características de las algas y evolución

**Las algas se distinguen por sus pigmentos fotosintéticos, además de por otras características (págs. 437-438)**
Las algas fotosintéticas poseen clorofila *a* y varios pigmentos accesorios. Muchas presentan un pirenoide en sus cloroplastos, que contiene rubisco y almacena los productos de la fijación de carbono. Un detector de luz y una mancha ocular, escudo contra la luz permiten a algunas células de algas orientarse y moverse con relación a una fuente de luz.

**La endosimbiosis desempeñó un papel clave en la evolución de las algas (págs. 438-439)**
Se cree que los cloroplastos de las algas son el resultado de una endosimbiosis. Los cloroplastos que están rodeados por dos membranas probablemente evolucionaran a partir de un solo acontecimiento endosimbiótico. Los cloroplastos que están rodeados por tres o cuatro membranas podrían haber evolucionado a partir de dos o tres acontecimientos endosimbióticos.

## Algas unicelulares y coloniales

**Las euglenofitas (filo Euglenophyta) presentan un periplasto debajo de la membrana plasmática (págs. 439-440)**
La mayoría de las euglenofitas viven en agua dulce y poseen bandas helicoidales de proteínas que constituyen el *periplasto*, que proporciona sostén. Las euglenofitas pueden ser autótrofas, heterótrofas o mixótrofas.

**Un gran número de dinoflagelados (filo Dinophyta) consta de placas rígidas de celulosa (págs. 440-442)**
Los dinoflagelados poseen formas características, determinadas en muchas especies por unas láminas de celulosa dura que se encuentran debajo de la membrana plasmática. Un par de flagelos



que golpean en unas hendiduras surcales perpendiculares hacen que los dinoflagelados giren y se desplacen. Algunos dinoflagelados viven en simbiosis, como zooxantelas, en una diversidad de animales. Otros producen compuestos tóxicos, que podrían alcanzar concentraciones peligrosas en el agua durante los afloramientos.

**Las diatomeas (filo Bacillariophyta) forman paredes celulares de sílice (págs. 442-443)**
Las diatomeas producen paredes celulares de dos partes denominadas *frústulos*, que contienen sílice. La transferencia de las mitades de frústulos a las células hijas durante la reproducción asexual hace que algunas líneas de células hijas disminuyan su tamaño, activando en última instancia la reproducción sexual. La acumulación de frústulos fosilizados en el fondo de los océanos y lagos forma la tierra de diatomeas.

**Las algas verdeamarillentas (filo Xanthophyta) son miembros importantes del fitoplancton de agua dulce (pág. 444)**
Las algas verdeamarillentas pueden ser unicelulares, coloniales o cenocíticas. Algunas especies se utilizan como sistemas modelo para estudiar el movimiento de los cloroplastos.

**Las algas doradas (filo Chrysophyta) forman esporas únicas, latentes (págs. 444-445)**
Las algas doradas son en su mayoría planctónicas y forman esporas, denominadas *estatosporas*, que están insertas en una pared de sílice. Las estatosporas permiten a algunas especies sobrevivir en láminas de agua que, durante el invierno, se congelan por completo.

**Las criptofitas (filo Cryptophyta) utilizan eyectosomas para una huida inmediata (pág. 445)**
Las criptofitas poseen placas de proteínas justo en el interior de la membrana plasmática, y bandas largas y rizadas de proteínas denominadas *eyectosomas*, alineados en la periferia de la célula.

**Las haptofitas (filo Prymnesiophyta) poseen un haptonema móvil característico (págs. 445-446)**
La mayoría de las haptofitas son marinas y están cubiertas por pequeñas escamas planas de celulosa o carbonato cálcico. Poseen un filamento denominado *haptonema*, que puede utilizarse para el anclaje, para evitar obstáculos o para la recolecta de alimentos.

## Algas pluricelulares

**En muchas algas pardas (filo Phaeophyta), las generaciones alternas son heteromorfas (págs. 446-447)**
Todas las algas pardas son pluricelulares y presentan un cuerpo con aspecto de planta denominado *talo*. Muchas de ellas, como las algas pardas gigantes, tienen un ciclo vital en el que se alternan generaciones heteromorfas: el esporófito es grande y el gametófito es microscópico.

**Las algas rojas (filo Rhodophyta) presentan complejos ciclos de vida con tres fases pluricelulares (págs. 447-449)**
La mayoría de las algas rojas son marinas, y casi todas son pluricelulares. Muchas especies poseen un ciclo vital que comprende un gametófito haploide y dos esporófitos diploides. Son las únicas algas que no poseen células flageladas durante ninguna etapa de su ciclo vital.

**Las algas verdes (filo Chlorophyta) comparten un ancestro común con las plantas (págs. 449-454)**
Varias similitudes entre las algas verdes y las plantas, incluidos la presencia de las clorofilas *a* y *b*, y el almacenamiento de almidón como reserva de alimento, sugieren que ambos evolucionaron a partir de un ancestro común. Muchas algas verdes son unicelulares (como *Chlamydomonas*) o coloniales (como *Volvox*). Entre las algas verdes pluricelulares se encuentra *Ulva*, cuyo ciclo vital conlleva una alternancia de generaciones isomorfas.

## Cuestiones de repaso

1. ¿En qué sentido es el término *protistas parecidos a las plantas* como sinónimo adecuado para algas? ¿En qué sentido es impreciso?
2. ¿Cuál es la función de los pirenoides?
3. Explica la diferencia entre el detector de luz y la mancha ocular de una célula de un alga.
4. ¿Cuántas membranas rodean a los cloroplastos de las euglenofitas y de la mayoría de los dinoflagelados?
5. ¿Cuál sería el valor selectivo de la tercera y la cuarta membrana del cloroplasto?
6. ¿Qué organismos pertenecen al reino propuesto Viridiplantae?
7. ¿Por qué es importante el fitoplancton?
8. ¿Qué es un mixótrofo?
9. ¿Qué son las zooxantelas?
10. Explica lo que ocurre durante un afloramiento de algas.
11. ¿Qué importancia ecológica tiene *Pfiesteria piscidia*?
12. ¿Por qué se dice que las diatomeas viven en casas de cristal?
13. ¿Qué significa *cenocítico/a*?
14. ¿Qué grupo de algas producen estatosporas?
15. ¿Cómo utilizan las algas los eyectosomas?
16. ¿Qué función tiene un haptonema?
17. Nombra las tres partes del talo de un alga parda.
18. ¿Qué contienen los anteridios?
19. Describe brevemente el ciclo vital de un alga roja típica.
20. ¿En qué se diferencian *Volvox* y *Chlamydomonas*?
21. ¿Por qué las algas verdes están más estrechamente emparentadas con las plantas?





## Cuestiones para reflexionar y debatir

1. Supón que visitas un lago en verano y te das cuenta de que el agua contiene pequeñas partículas verdes y largos filamentos verdes. ¿Cómo decubrirías lo que son estas partículas y filamentos?
2. Las algas pueden vivir en agua salada y en agua dulce. Salvo raras excepciones, las plantas no viven en agua salada. ¿Por qué?
3. Al vivir en las zonas entre mareas, las algas pardas se arriesgan a ser arrancadas de su sitio por las olas y ser sacudidos hacia la orilla por las tormentas marinas. ¿Por qué las algas pardas no se establecen en aguas más profundas?
4. ¿Cómo determinarías cuáles son las algas que contribuyen a la mayor parte de la fotosíntesis en una determinada región del océano?
5. ¿De qué manera corroboran las membranas de cloroplastos la idea de que «somos lo que comemos»?
6. Imagina un alga que vive en la desembocadura de un río. El alga se bañaría en agua dulce, cuando la marea estuviera baja, y en agua salada, cuando estuviera alta. ¿Cómo podría adaptarse a estos dos medios diferentes?
7. ¿Qué ventaja selectiva poseen las algas coloniales de gran tamaño, como *Volvox*, frente a las formas unicelulares?
8. Dibuja un cloroplasto de una célula de un alga parda. Indica cada elemento en un diagrama que señale el probable origen endosimbiótico de cada una de las membranas que rodean el cloroplasto que has dibujado.

## Conexión evolutiva

¿Qué pruebas sugieren que las plantas terrestres compartieron un ancestro común con (a) las algas verdes y, de manera más específica, con (b) las algas verdes de la clase Charophyceae?

## Para saber más

Barker, Rodney. *And the Waters Turned to Blood: The Ultimate Biological Threat*. Carmichael, CA: Touchstone Books, 1998. Una narración pormenorizada del alga polimórfica «asesina» *Pfiesteria*.

Lee, Robert E. *Phycology*. 3.ª ed. Cambridge: Cambridge University Press, 1999. Un exhaustivo y detallado texto sobre las algas, con muchos ejemplos específicos que ilustran cada grupo.

Lewallen, Eleanor, y John Lewallen. *Sea Vegetable Gourmet Cookbook and Wildcrafter's Guide*. Mendocino, CA: Mendocino Sea Vegetable Company, 1996. Las algas son un importante ingrediente de numerosas cocinas nacionales.

Meinesz, Alexandre, y Daniel Simberloff. *Killer Algae: The True Tale of a Biological Invasion*. Chicago: University of Chicago Press, 1999. Este libro explica cómo una variedad híbrida, resistente al frío, del alga verde tropical *Caulerpa taxifolia* se extrajo de un acuario y se convirtió en un serio problema en el Mar Mediterráneo.

Thomas, David. *Seaweeds*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press, 2002. Thomas proporciona una visión detallada de las algas marinas de todo tipo y estudia la curiosa biología de las algas, así como su importancia económica.

# 19

# Hongos



Hongos de la familia *Clavariaceae*.

## Características de los hongos e historia evolutiva

Una combinación de características relativas a la morfología y al desarrollo distingue a los hongos de otros organismos

Los hongos probablemente evolucionaron a partir de protistas flagelados

## Estudio de la diversidad de hongos

Los quitridiomicetos (filo Chytridiomycota) producen células reproductoras flageladas

Los zigomicetos (filo Zygomycota) producen resistentes zigosporangios antes de la meiosis

Los ascomicetos (filo Ascomycota) producen esporas sexuales en sacos, denominados *ascas*

Los basidiomicetos (filo Basidiomycota) producen esporas sexuales sobre células con aspecto de bastón, denominadas *basidios*

## Asociaciones fúngicas con otros organismos

Los líquenes son asociaciones de hongos con algas o bacterias fotosintéticas

Algunos hongos forman asociaciones mutualistas con insectos

Imaginemos un mundo sin descomposición. Cuando un organismo muriera, se secaría y se momificaría o permanecería hidratado, pero nunca se descompondría o pudriría. Incontables vegetales y animales muertos cubrirían el paisaje o constituirían un importante problema de espacio. Todo el suelo sería de arena o arcilla, pues no contendría materia orgánica alguna.

Claro está, los organismos muertos se descomponen gracias a la actividad de las bacterias del suelo, de animales, como las lombrices de tierra y los nemátodos (lombrices), y de los hongos. Los descomponedores sustentan la vida, al permitir que los nutrientes atrapados en los tejidos de los organismos vuelvan a circular en una reencarnación molecular continua. Mediante la acción de los descomponedores, se libera carbono hacia la atmósfera en forma de dióxido de carbono ($CO_2$), nitrógeno en forma de $N_2$ o $N_2O$ (óxido nitroso), y se liberan minerales hacia el suelo en forma de iones.

En algunos casos, los nutrientes se reciclan sin retomar la forma del $CO_2$ y de los iones minerales. Por ejemplo, esto sucede cuando un petirrojo se come un gusano, cuando una persona se come un champiñón o cuando una mosca come estiércol de vaca o los restos de una vaca muerta. No en vano, una gran cantidad de materia orgánica se recicla al ser consumida. Es una forma de vida para todos los organismos heterótrofos, y es exactamente lo que hacen los descomponedores. Simplemente consumen lo que otros muchos organismos no han consumido.

Los hongos llevan a cabo la descomposición mediante la secreción de enzimas que descomponen los complejos compuestos orgánicos en moléculas más simples, que los hongos absorben. Pueden descomponer una impresionante variedad de sustancias. Por ejemplo, más de 30 especies de hongos pueden digerir el petróleo, mientras que otros pueden digerir los plásticos. En los Trópicos, el ser humano se encuentra sumido en una lucha perpetua para limitar la descomposición fúngica, que el aire cálido y húmedo fomenta. Durante los tiempos de guerra en los Trópicos, los hongos han causado con frecuencia tanto daño a los suministros y a los soldados como el propio enemigo humano.

Tan sólo hemos comenzado a explorar la diversidad y el uso potencial de los hongos. Los hongos proporcionaron el primer antibiótico, la penicilina, y son ahora una fuente básica de otros muchos compuestos médicos útiles. Sin los hongos, el pan no se levantaría y el queso azul no sería azul. Los científicos investigan ahora cómo utilizar los hongos que digieren el petróleo para limpiar los vertidos de petróleo y otros desastres químicos. Incluso los hongos no descubiertos representan un tesoro potencial.

En este capítulo, estudiaremos las características que distinguen a los hongos de otros organismos, y que han llevado a los biólogos a ubicarlos en su propio reino. A continuación, investigaremos los cuatro filos de hongos, así como una serie de hongos que a día de hoy no pueden clasificarse, dado que sus ciclos de vida no se conocen totalmente. Finalmente, observaremos dos tipos importantes de relaciones simbióticas entre los hongos y otros organismos.



Unos hongos descomponen un tronco.

# Características de los hongos e historia evolutiva

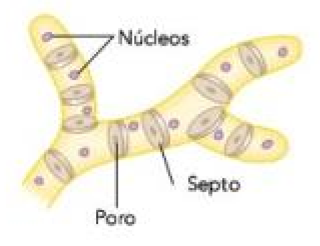
Como vimos en el Capítulo 16, todos los organismos fueron clasificados durante un tiempo como animales o vegetales. Puesto que la mayoría de animales pueden desplazarse de un lado a otro, pero los hongos y vegetales no, los hongos se incluían generalmente en el reino vegetal. No obstante, más tarde los taxónomos reconocieron que, de hecho, los hongos son muy diferentes a los vegetales y merecen ser clasificados en un reino independiente, Fungi. El estudio de los hongos se denomina **Micología**, que deriva de la palabra griega *mykes*, que significa «hongo».

## Una combinación de características relativas a la morfología y al desarrollo distingue a los hongos de otros organismos

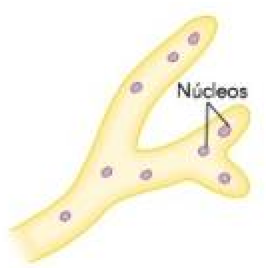
Como las plantas, animales y protistas, los hongos son eucariotas, organismos cuyos núcleos celulares están contenidos en membranas. No obstante, los hongos presentan una combinación de características que justifica su ubicación en un reino eucariótico separado.

La mayoría de los hongos son pluricelulares y están compuestos de largos filamentos, denominados **hifas**. Algunas hifas, que se conocen como *hifas septadas*, poseen unas paredes internas llamadas **septos** (Figura 19.1a), que las dividen en células. Generalmente, los septos tienen un poro central lo suficientemente grande como para permitir a los orgánulos pequeños y, en ocasiones, incluso a los núcleos, desplazarse entre las células. Otras hifas carecen de septos y son cenocíticas, con múltiples núcleos en un citoplasma común (Figura 19.1b). Todas las hifas de un tipo particular en un hongo forman una masa entretejida denominada **micelio** (Figura 19.1c). Un hongo puede tener un micelio único o varios tipos de micelios, a medida que experimenta las fases de su ciclo vital.

Los hongos son heterótrofos pero, como ya sabemos, no ingieren los alimentos como los animales. Por el contrario, absorben el alimento después de descomponerlo en pequeñas moléculas, que atraviesan entonces la membrana plasmática mediante difusión o con la ayuda de las proteínas de transporte. La mayoría de los hongos son **saprobios**: organismos que se alimentan de materia orgánica muerta. Otros hongos son **parásitos**, seres que se alimentan de sus organismos-huéspedes vivos, o **depredadores**, organismos que matan al ser del que se alimentan. Por ejemplo, *Arthrobotrys anchonia* forma unos anillos con las hifas para capturar amebas (protistas parecidos a los animales) y animales pequeños del tipo de los nemátodos (Figura 19.2). Cuando un organismo se introduce en los anillos, las hifas absorben agua y se expanden, apretando los anillos y atrapando a la presa. A continuación, el hongo segrega enzimas que la digieren. Otros hongos depredadores utilizan hifas pegajosas para atrapar a sus presas. Por último, muchos hongos viven estableciendo relaciones de beneficio mutuo con algas, bacterias fotosintética, o plantas, y reciben los compuestos orgánicos de ellos.




(a) Hifa septada




(b) Hifa cenocítica



(c)

**Figura 19.1.** Hifas y micelios fúngicos.
(a) Hifa septada. (b) Hifa cenocítica (no septada). (c) Micelios blancos de hongos que crecen en una tarántula muerta. Obsérvese el cuerpo fructífero amarillo.

Los hongos producen esporas durante la reproducción sexual o asexual. Las esporas sirven para dispersar el hongo hacia nuevos lugares, y algunas ayudan al hongo a sobrevivir en condiciones adversas, como la deshidratación o la congelación. No obstante, en todos ellos, salvo en uno de los filos, las esporas carecen de flagelos, luego no son móviles. La ausencia de células flageladas en su ciclo vital distingue a la mayoría de hongos del grueso de protistas y animales, así como de muchas plantas.

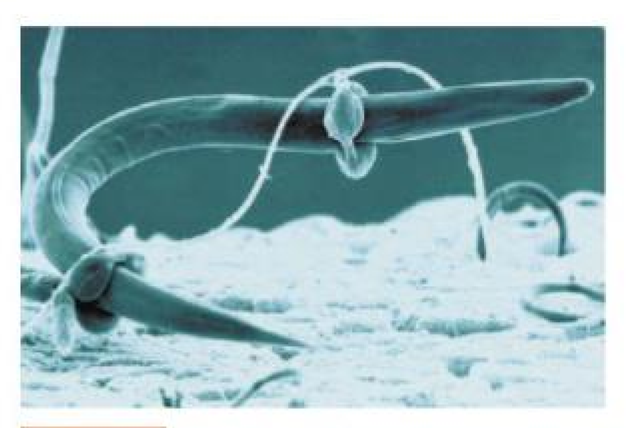


**Figura 19.2.** Hongo depredador.
El hongo del suelo *Arthrobotrys anchonia* forma anillos con las hifas para atrapar a las presas.

En los hongos que se reproducen sexualmente, suele tener lugar una fusión nuclear, o **cariogamia**, bastante después de la fusión citoplásmica, o **plasmogamia**. Durante el tiempo previo a la cariogamia, los micelios formados mediante plasmogamia contienen dos núcleos haploides diferentes por célula. Se dice que tales micelios son **dicarióticos** («dos núcleos») o **heterocarióticos** («núcleos diferentes»), y su ploidía se representa como $n + n$, en lugar de $n$ (haploide) o $2n$ (diploide).

Algunos hongos presentan un tipo curioso de reproducción sexual, denominada *parasexualidad*. En este proceso, las hifas de diferentes tipos se fusionan, produciendo una célula dicariótica. A continuación tiene lugar la fusión nuclear. Generalmente, el siguiente paso sería la meiosis, pero, en la parasexualidad, la mitad de los cromosomas se pierden poco a poco en un proceso denominado *haploidización*. Fragmentos de los cromosomas homólogos pueden intercambiarse en el núcleo diploide antes de la haploidización. En consecuencia, el núcleo haploide puede ser genéticamente diferente de cualquiera de los núcleos originales de la célula dicariótica.

Otras dos características ayudan a distinguir a los hongos de otros organismos. En primer lugar, en la mayoría de hongos, la envoltura nuclear permanece intacta durante la mitosis y la meiosis. Esta división nuclear se produce en algunos protistas, pero no en las plantas ni animales. En segundo lugar, las paredes celulares de los hongos contienen una cantidad sustancial de quitina, un polímero de glucosa nitrogenada. El esqueleto externo de los artrópodos (animales invertebrados, como los insectos, arañas y cangrejos) está también compuesto de quitina. No obstante, la quitina parece haberse originado de manera independiente en hongos y artrópodos, y no es frecuente en otros grupos de organismos.

## Los hongos probablemente evolucionaron a partir de protistas flagelados

Los primeros fósiles parecidos a los hongos se formaron hace unos 540 millones de años, a principios del Período Cámbrico. Puesto que la mayoría de los hongos posee cuerpos bastante blandos que no se fosilizan bien, probablemente sea difícil conocer el registro fósil de sus primeros días. Con todo, otros tipos de evidencias también proporcionan información acerca de la evolución de los hongos. Por ejemplo, la comparación de secuencias de aminoácidos de más de 100 proteínas comunes a los hongos, plantas y animales sugiere que los hongos aparecieron como reino, hace unos 1.500 millones de años, y que los filos de hongos podían haber comenzado a separarse en clados, hace entre 1.400 y 1.100 millones de años. Dado que las plantas y los animales no colonizarón la tierra hasta hace quizás 700 millones de años, los primeros hongos debieron de ser acuáticos. Los micólogos trabajan para extender el registro fósil y reducir el vacío, de cerca de 1.000 millones de años, existente entre los datos moleculares y fósiles del origen de los organismos similares a los hongos.

Las pruebas moleculares también sugieren que los hongos están más relacionados con los animales que con los vegetales. Tanto los hongos como los animales parecen haber evolucionado a partir de un protista flagelado que, como los hongos modernos, absorbía los nutrientes tras haber secretado enzimas sobre el alimento. Los protistas actuales denominados *coanoflagelados* se parecen mucho a dicho protista ancestral (Figura 19.3). Los coanoflagelados existen como células únicas o como colonias, y son sorprendentemente similares a los coanocitos de las esponjas, las cuales se encuentran entre los animales más simples. El único filo de hongos que presenta células flageladas (Chytridiomycota) es el vínculo directo más probable entre los protistas y otros hongos, que posiblemente perdieron sus fases flageladas a principios de su evolución.

Probablemente, tanto la asociación de hongos y plantas en micorrizas (Capítulo 4), como la asociación entre hongos y algas o cianobacterias en líquenes (que veremos más adelante en este capítulo) evolucionaron hace unos 700 millones de años. Muchos micólogos creen actualmente que estas asociaciones fueron factores esenciales para el establecimiento de la vida eucariótica en tierra. Antes de que los vegetales colonizaran la tierra, el suelo se

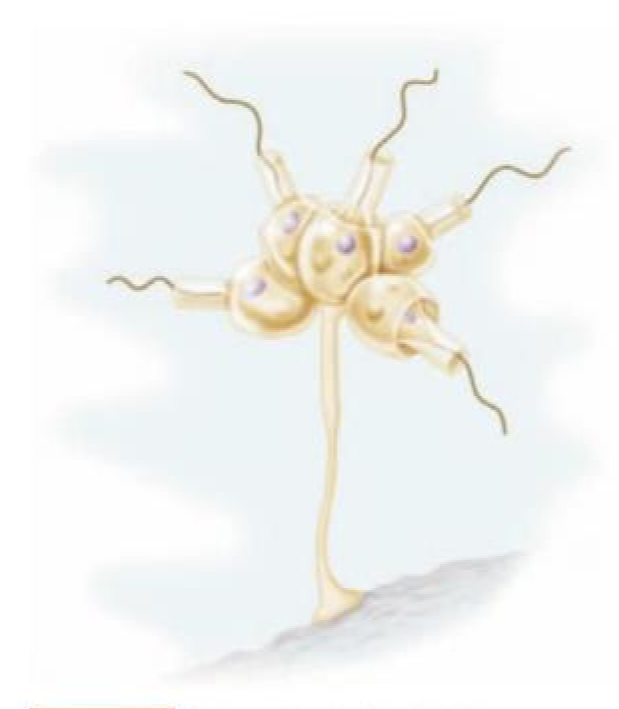


**Figura 19.3.** Un coanoflagelado colonial.
Los coanoflagelados podrían estar relacionados con el protista ancestral del que se supone que han evolucionado los hongos y los animales.

componía principalmente de rocas y arena. Los vegetales no habrían podido obtener con éxito la suficiente cantidad de minerales de este suelo terrestre, sin el enorme aumento de la superficie radical para la absorción proporcionado por las hifas fúngicas. En efecto, la asociación entre hongos y raíces pudo haber comenzado con los primeros Briófitos y plantas vasculares sin semillas. Estas plantas crecían en regiones pantanosas, donde la superficie rocosa estaba probablemente cubierta de materia orgánica en descomposición, procedente de los animales invertebrados y las algas. Los hongos podrían haber ayudado a las primeras plantas con la descomposición de materia orgánica y la liberación de minerales, que las plantas podían absorber.

## Repaso de la sección

1. **¿En qué se diferencian el método de alimentación de los hongos y el de los animales?**
2. **¿Qué relación existe entre una hifa y un micelio?**
3. **¿Por qué se cree que tanto los hongos como los animales evolucionaron a partir de un protista flagelado?**

# Estudio de la diversidad de hongos

Los científicos han descrito más de 100.000 especies de hongos, y quedan muchas más por descubrir. Algunos micólogos calculan que podrían existir más de un millón de especies de hongos! Los hongos se clasifican principalmente atendiendo a los detalles de su ciclo vital y su morfología. Las especies que poseen ciclos vitales muy definidos se ubican en uno de estos cuatro filos: Chytridiomycota, Zygomycota, Ascomycota y Basidiomycota.

Antes de la aparición de la secuenciación del ADN (Capítulo 14), era difícil, si no imposible, clasificar a los hongos que carecían de una fase sexual conocida en su ciclo vital. Dichos hongos fueron englobados colectivamente como *deuteromicetos* («hongos de segunda clase», de la palabra griega *deutero*, que significa «segundo/a») u *hongos imperfectos* (debido a su carencia generalizada de una fase sexual). En un momento determinado, se incluyeron más de 15.000 especies de hongos en esta categoría de acogida temporal. Recientemente, los análisis de ADN han acelerado el ritmo de reclasificación de los deuteromicetos. La mayoría de estos deuteromicetos han sido ubicados en el filo Ascomycota.

## Los quitridiomicetos (filo Chytridiomycota) producen células reproductoras flageladas

Las 700 especies de quitridiomicetos producen esporas y gametos que se impulsan por medio de flagelos. Los quitridiomicetos son los únicos hongos con células flageladas en cualquier etapa de su ciclo vital y, por esta razón, en un tiempo fueron clasificados como protistas. Sin embargo, los análisis de sus secuencias de nucleótidos demuestran claramente que estos organismos son hongos. También comparten varias enzimas y rutas bioquímicas importantes con los hongos, y poseen el resto de las características de los hongos descritas anteriormente.

La mayoría de los quitridiomicetos se componen de células esféricas o hifas cenocíticas con sólo unos pocos septos. En algunos de ellos, las hifas forman espigadas estructuras ramificadas, parecidas a las raíces, denominadas **rizoides**, que crecen hacia el interior del suministro de alimento y mantienen el hongo en su sitio (Figura 19.4). Muy a menudo, los quitridiomicetos viven como mohos acuáticos o en el agua dulce, en hojas, ramas o animales muertos. Otras especies son marinas, y algunas viven en el suelo. Varias especies provocan enfermedades de la patata, como la sarna verrugosa, una grave enfermedad de este tubérculo.



**Figura 19.4.** Un quitridiomiceto.

*Allomyces arbuscula*, un moho acuático muy estudiado, posee una hormona sexual, denominada *sirenina*, que atrae a los gametos masculinos hacia los gametos femeninos. El nombre de la sirenina se debe a las sirenas, las figuras mitológicas griegas que llamaban la atención de los marineros con la intención de llevar sus barcos hacia las rocas y poder así hacerse con los bienes de éstos. El ciclo vital de *Allomyces* se caracteriza por una alternancia de generaciones isomorfas que, como recordaremos del Capítulo 18, quiere decir que el esporófito y el gametófito son idénticos en cuanto a su morfología. En *Allomyces*, el esporófito diploide puede reproducirse asexualmente liberando zoosporas diploides. También puede iniciar el ciclo sexual liberando zoosporas haploides, que germinan y se convierten en gametófitos. La alternancia de generaciones es poco frecuente en los hongos, aunque aparece en todos los filos de plantas y en muchas algas.

## Los zigomicetos (filo Zygomycota) producen resistentes zigosporangios antes de la meiosis

Se han identificado más de 1.000 especies de zigomicetos. La mayoría forma hifas cenocíticas y habita en plantas y animales muertos, así como en cualquier otra materia orgánica del tipo del estiércol. Algunos viven como endosimbiontes en el tracto digestivo de artrópodos, mientras que otros son los componentes fúngicos de las endomicorrizas (Capítulo 4). Los zigomicetos causan muchos tipos de podredumbre blanda en la fruta y unas pocas enfermedades parasíticas en los animales.

Probablemente nos resulte familiar el zigomiceto *Rhizopus stolonifer*, también llamado *moho negro del pan* (Figura 19.5). *Rhizopus* es uno de los numerosos hongos que suelen crecer en el pan, la fruta y otros alimentos húmedos y ricos en carbohidratos. Los micelios haploides de *Rhizopus* se extienden con rapidez por el alimento, absorbiendo los nutrientes. Los conservantes, como el propionato cálcico o el benzoato sódico, son bastante efectivos en la inhibición del crecimiento de *Rhizopus* y otros hongos, al menos, por un tiempo.

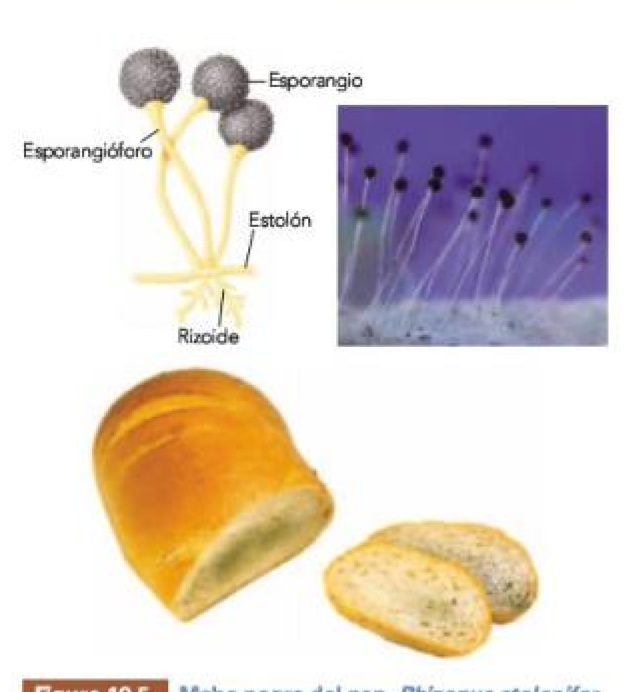



**Figura 19.5.** Moho negro del pan, *Rhizopus stolonifer*. El moho crece a lo largo de la superficie del alimento extendiendo hifas especializadas, denominadas *estolones*. Los esporangios otorgan al moho su aspecto oscuro.

Al igual que otros zigomicetos, *Rhizopus* puede realizar tanto la reproducción asexual como la sexual, y en ambas participan esporas. En un medio estable predomina la reproducción asexual (Figura 19.6). Los micelios extienden hifas especializadas, denominadas *estolones*, a lo largo de la superficie del alimento. Donde quiera que los estolones toquen la superficie, ahí crecen los rizoides en el alimento. Los rizoides anclan y se desarrollan hifas verticales denominadas **esporangióforos**, cada uno de los cuales forma un esporangio negro en la punta. Los esporangios son lo que vemos al observar crecer el moho en una rebanada de pan. En el momento en que se forman, el micelio ligeramente pigmentado ya ha crecido durante varios días y ha penetrado profundamente en el pan ( tal vez nos interese recordar esto la próxima vez que tiremos una rebanada enmohecida y nos dispongamos a comer la siguiente del paquete!). Los núcleos y el citoplasma se mueven por el esporangióforo hacia el interior del esporangio. Las porciones de citoplasma, incluidos uno o más núcleos, terminan dividiéndose en es-

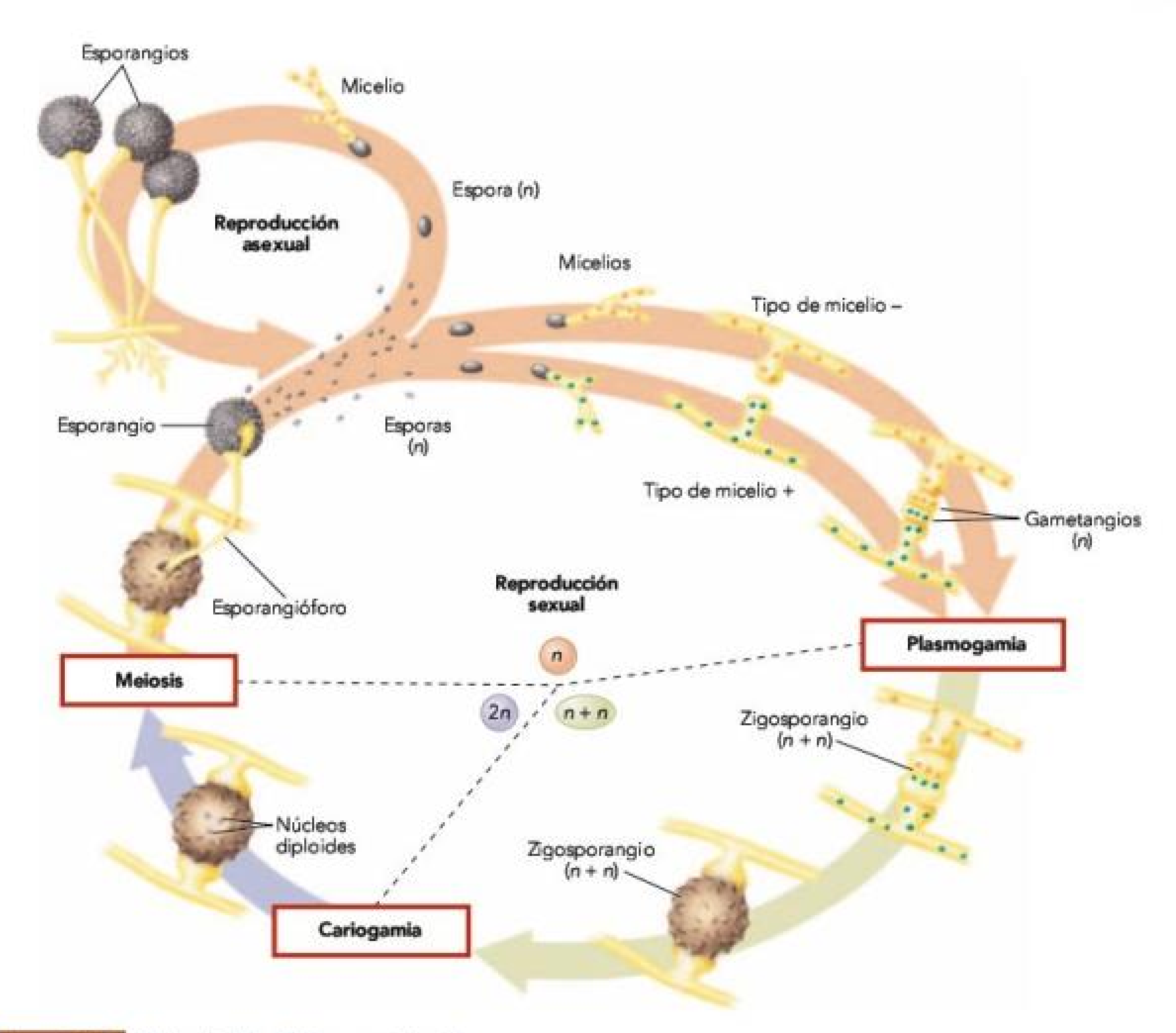



**Figura 19.6.** **Ciclo vital de *Rhizopus stolonifer*.**

La reproducción asexual implica la producción de esporas haploides en los esporangios. La reproducción sexual comienza con la fusión de los gametangios de diferentes tipos de unión (plasmogamia), seguida de la fusión nuclear (cariogamia) y de la meiosis.

poras haploides. Cuando la pared del esporangio se rompe, se liberan las esporas, y si caen en una fuente de alimento apropiada, germinarán y comenzarán el ciclo asexual de nuevo.

Son diversas las condiciones, como un medio seco, la escasez de alimento o la mera presencia de tipos de micelio opuestos, que pueden activar el ciclo vital sexual de *Rhizopus* (Figura 19.6). Los micelios del tipo + y – liberan sustancias químicas que hacen que las hifas de tipos de micelio opuestos crezcan las unas hacia las otras. Con el contacto, cada hifa forma un gametangio que consta de una única célula con múltiples núcleos. La fusión de ambos gametangios (plasmogamia) produce un zigosporangio, que contiene núcleos de ambos tipos de unión. El zigosporangio desarrolla una pared gruesa y resistente, y contiene una sola **zigóspora**. La cariogamia tiene lugar en el interior de la zigóspora, y los núcleos diploides experimentan meiosis, formando núcleos haploides. La germinación de la zigóspora produce un esporangióforo con un esporangio en la punta. A continuación, los núcleos haploides experimentan mitosis y se desplazan hacia el interior del esporangio, donde se convierten en esporas. La ruptura del esporangio libera las esporas, las cuales pueden germinar y producir nuevos micelios (*véase* el cuadro *El fascinante mundo de las plantas* en la página siguente).

EL FASCINANTE MUNDO DE LAS PLANTAS

## Hongos coprófilos

Algunos hongos realizan un meritorio servicio al retornar los nutrientes del estiércol al suelo. Dichos hongos, denominados *coprófilos* (literalmente, «amantes del estiércol»), se engloban en los filos Zygomycota, Ascomycota y Basidiomycota. Generalmente, los zigomicetos crecen antes en el estiércol, puesto que su ciclo vital es más rápido.

Cada hongo suele crecer en el estiércol de un tipo de animal concreto. El hongo debe contar con un mecanismo que le asegure que sus esporas viajan con el animal, de manera que sean depositadas junto con su nuevo suministro de alimento. Numerosos hongos coprófilos producen esporas que viajan por el interior del tracto digestivo de un animal. Con frecuencia, las esporas no germinan hasta que son parcialmente digeridas.

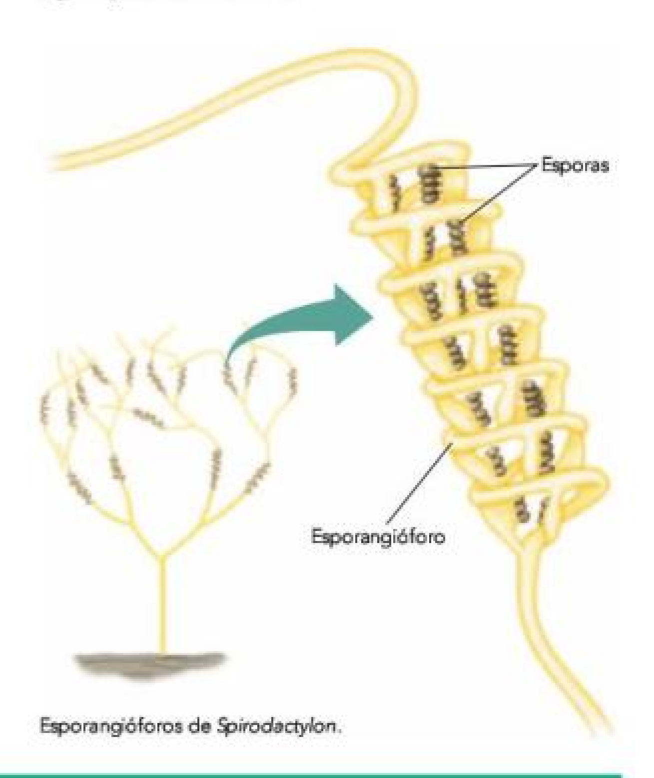
El mecanismo de dispersión de esporas empleado por los hongos que viven en el estiércol de herbívoros suele diferir del de aquellos que viven en el estiércol de omnívoros o carnívoros. Tomemos como ejemplo el zigomiceto coprófilo *Pilobolus*, que vive en el estiércol de herbívoros como las vacas. Cerca de la punta de cada esporangióforo de *Pilobolus*, una región hinchada apunta hacia la luz, haciendo que el esporangióforo se torne hacia el Sol. La alta concentración de solutos de la región hinchada conduce a la absorción de agua, que hace que se hinche más y termine por explotar. Cuando esto sucede, el esporangio de la punta del esporangióforo sale despedido a una distancia de hasta dos metros en la dirección de la luz más brillante, donde es más probable que crezca la hierba y donde, en consecuencia, será más fácil que las vacas ingieran las esporas.

Otro zigomiceto coprófilo, *Phycomices*, produce dos tipos de esporangióforos asexuales, denominados *macróforos* y *micróforos*. Al igual que los esporangióforos de *Pilobolus*, los macróforos de *Phycomices* se vuelven hacia la luz. En contrapartida, la luz inhibe el crecimiento de los micróforos de Phycomices. De este modo, *Phycomices* puede reproducirse asexualmente si se encuentra en un establo oscuro, esparciendo las esporas en el heno cercano, o en el campo, esparciendo las esporas por la hierba.

*Spirodactylon* es un zigomiceto que crece en el estiércol de rata. Dado que las ratas son omnívoras y comen en muchos lugares, *Spirodactylon* no cuenta con un método garantizado de hacer llegar sus esporas a los lugares donde comen las ratas. Luego, inclinar sus esporangióforos hacia la luz o en contra de ella no aumentaría las posibilidades de germinación de las esporas. Por el contrario, *Spirodactylon* produce unos esporangióforos muy largos que poseen secciones pegajosas y muy rizadas. Éstos se enredan en el pelaje de las ratas con el contacto, y dicho contacto es casi seguro, porque las ratas depositan sus excrementos por los mismos caminos por los que se desplazan cada día. Cuando una rata se lame, ingiere los esporangióforos y las esporas que transporta.



Esporangióforos de *Pilobolus*.




Esporangióforos de *Spirodactylon*.

## Los ascomicetos (filo Ascomycota) producen esporas sexuales en sacos, denominados *ascas*

El filo Ascomycota contiene más de 30.000 especies de hongos, que viven de manera independiente, y cerca de 60.000 especies, si se tienen en cuenta las que forman parte de los líquenes (que estudiaremos más adelante en este capítulo). La mayoría vive en tierra seca y posee hifas con septos perforados. Los ascomicetos comprenden numerosos hongos copa (Figura 19.7a), la mayor parte de las levaduras y varios mohos azules, verdes, rosas y marrones que se encuentran a menudo en los alimentos que no están bien conservados. Varias enfermedades vegetales graves, como el oídio, son provocadas por los ascomicetos (Figura 19.7b).

Al igual que los zigomicetos, los ascomicetos pueden reproducirse asexual o sexualmente, pero la reproducción asexual es más frecuente (Figura 19.8). Las esporas asexuales de los ascomicetos, denominadas **conidios**, no se forman en el interior de los esporangios. Por el contrario, se producen en las puntas de hifas modificadas, llamadas *conidióforos*. Generalmente, los conidios contienen más de un núcleo.

Una gama de variables medioambientales activa la reproducción sexual en los ascomicetos, que suele comenzar con la atracción química de los micelios haploides de diferentes tipos. Cada micelio produce una gran célula con muchos núcleos, que funciona a modo de gametangio. Los dos gametangios, uno denominado anteridio y el otro **ascogonio**, se forman uno al lado del otro. La plasmogamia tiene lugar cuando una fina evaginación conocida como *tricogina* (literalmente, «cabello de mujer») se extiende desde el ascogonio hasta el anteridio. Los núcleos del anteridio se mueven a través de la tricogina hacia el interior del ascogonio, y los núcleos de tipos de unión opuestos se acercan. Entonces, el ascogonio comienza a producir hifas dicarióticas septadas, que se incorporan a un cuerpo fructífero denominado **ascocarpo**, o **ascoma**. El ascocarpo contiene además muchas hifas haploides derivadas del micelio paterno. Algunos ascocarpos son microscópicos, mientras que otros, como los que se pueden observar en la Figura 19.7a, pueden medir varios centímetros de largo. Las células de las puntas de las hifas dicarióticas se expanden y forman una especie de sacos, denominados **ascas**, dentro del ascocarpo. La cariogamia se produce en el asca, y el núcleo diploide experimenta meiosis. Los núcleos hijos haploides experimentan posteriormente mitosis dando origen a ocho núcleos convirtiéndose en ascósporas, las cuales suelen estar dispuestas linealmente. Cuando las ascósporas germinan, producen nuevos micelios haploides.

Dos tipos de ascomicetos comestibles son las trufas y las colmenillas. Las trufas, como *Tuber melanosporum*, crecen bajo tierra, frecuentemente bajo robles (Figura 19.9a). Son muy apreciadas en la cocina francesa y, dependiendo de su tipo y calidad, pueden llegar a venderse por más de 500 € el kilogramo. Con todo, pese a muchos intentos, no ha habido éxito con el cultivo agrícola de trufas. En consecuencia, las trufas se recolectan en plena naturaleza, a menudo con la ayuda de cerdos o perros adiestrados. Los cerdos son muy sensibles al aroma de las trufas, que se debe a unas moléculas parecidas a las feromonas sexuales de los cerdos. Las colmenillas (*Morchella* spp.) son otro de



(a)



(b)



**Figura 19.7.** Ascomicetos.

(a) Un hongo copa, *Sarcoscypha austriaca*. (b) Oídio del manzano.

**Figura 19.8.** **Ciclo vital de un ascomiceto.**

La reproducción asexual se produce gracias a las esporas haploides, denominadas *conidios*. La reproducción sexual comienza con la fusión de un ascogonio y un anteridio (plasmogamia), seguida de la cariogamia, la meiosis y la mitosis, dentro de una especie de saco denominado asca.

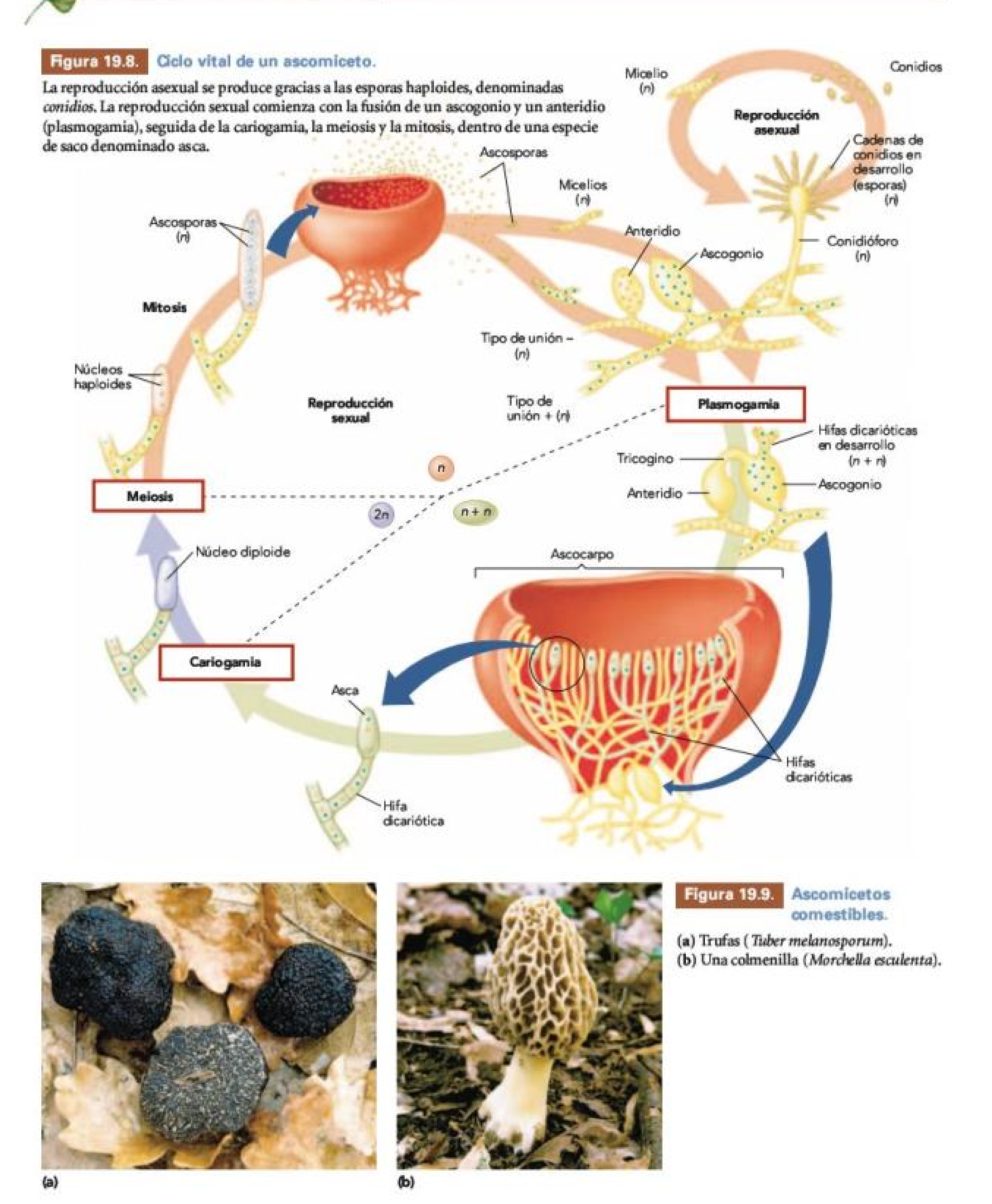



**Figura 19.9.** **Ascomicetos comestibles.**

**(a)** Trufas (*Tuber melanosporum*). **(b)** Una colmenilla (*Morchella esculenta*).

los ascomicetos favoritos de los «gourmets», pues, cuando se las cocina bien, son muy sobrosas (Figura 19.9b). Los incendios forestales pueden crear las condiciones del suelo favorables para el crecimiento de las colmenillas.

Las levaduras son hongos unicelulares, la mayoría de los cuales son ascomicetos. Una levadura típica es el ascomiceto *Saccharomyces cerevisiae*, conocido como levadura de pan o levadura de la cerveza, que se utiliza para provocar la fermentación en las industrias panadera y cervecera (Capítulo 9). La fermentación con levaduras se llevaba a cabo hace 6.000 años en Sumeria, en lo que hoy es Irak, pero la identidad del organismo que la causa no fue descubierta hasta el siglo XX. En la Europa del Medioevo, la fermentación se consideraba un milagro, y la levadura era mencionada como algo mágico en muchos manuscritos y libros. Las levaduras pueden ser diploides o haploides, y suelen reproducirse asexualmente mediante brotación, en la que las células hijas se originan a partir de un pequeño poro en un lateral de la célula madre. También puede darse un ciclo sexual cuyo resultado es la producción de ascosporas. En los últimos años, *S. cerevisiae* ha servido de organismo modelo para la Genética y el estudio de la acción de los genes, pues, al igual que las bacterias, puede cultivarse con facilidad en un laboratorio.

Los ascomicetos incluyen varias especies importantes del género *Aspergillus*. Por ejemplo, grandes cultivos industriales de *Aspergillus niger* producen la mayor parte del ácido cítrico presente en las bebidas refrescantes, mientras que las habas de soja fermentadas con *A. oryzae* se convierten en salsa de soja y pasta de soja, o miso. Sin embargo, no todas las especies de *Aspergillus* son beneficiosas. *Aspergillus flavus* y *A. parasiticus* producen un metabolito, la aflatoxina, que incrementa notablemente las posibilidades de que surja un cáncer de hígado si se ingiere. La aflatoxina se encuentra en ocasiones en los productos que contienen maíz y trigo, y en los cacahuetes triturados, que se utilizan para fabricar la mantequilla de cacahuete y para alimentar a las aves de corral. Actualmente, la comida de las aves de corral está sometida a controles de contaminación por aflatoxina. Otras especies de *Aspergillus* provocan una grave enfermedad pulmonar, conocida como aspergilosis, cuando se inhalan.

Otra enfermedad pulmonar, denominada *fiebre del valle, de San Joaquín* o *coccidioidomicosis*, se debe a la inhalación de los conidios del ascomiceto *Coccicoides immitis*. Los síntomas de la enfermedad son como los de una gripe leve, pero puede ser mortal si se inhalan muchas esporas, en especial si el sistema inmunológico de la persona se encuentra debilitado. En la piel, los ascomicetos conocidos como *dermatófitos* (del griego, «vegetales de la piel»), provocan el pie de atleta, la tiña y otras enfermedades similares.

El ascomiceto *Claviceps purpurea* provoca el **cornezuelo**, una enfermedad de cereales como el trigo, el centeno y la cebada. El cereal afectado por el cornezuelo contiene una serie de sustancias químicas tóxicas producidas por el hongo, incluida la amida del ácido lisérgico, una precursora de la dietilamida del ácido lisérgico (LSD). El consumo de un cereal afectado puede provocar ergotismo, una enfermedad humana también conocida como fuego de San Antonio. Esta afección tóxica, cuyos síntomas son alucinaciones, desorientación, náuseas y convulsiones, puede dar lugar a la muerte. En el año 994 d. C., durante una epidemia europea, el ergotismo provocó la muerte de 40.000 personas. La enfermedad también puede generar un comportamiento enajenado y delirios. Los juicios de las brujas de Salem, celebrados en el Massachusetts colonial de 1692, comenzaron cuando un grupo de chicas jóvenes se volvieron histéricas mientras practicaban magia. Se creyó que estaban bajo los efectos de un hechizo de brujería, pero algunas personas sospechan hoy que sus síntomas eran los del ergotismo. Actualmente, la mayoría de los cultivares de cereales resisten las infecciones de *C. purpurea*, y los graneros en los que se almacenan los cereales están bien ventilados, con el fin de retrasar el crecimiento de los hongos.

El hongo del chancro o tinta del castaño (*Cryphonectria parasitica*) es un ascomiceto que ha matado a más de 3.500 millones de castaños americanos desde Maine hasta Georgia. El castaño americano (*Castanea dentata*), que una vez fue uno de los árboles mayores y más comunes en los bosques caducifolios del este de Norteamérica, todavía brota de sus viejas cepas, pero el hongo lo mata antes de que sea lo suficientemente grande como para reproducirse. *C. parasitica*, procedente de Asia, se introdujo accidentalmente allá por 1900. El cuadro *Biología de la conservación* de la página siguiente profundiza en la grafiosis o enfermedad del olmo, otra grave enfermedad vegetal provocada por un ascomiceto.

El primer antibiótico, la penicilina, fue descubierto en 1928 por Alexander Fleming, que se percató de que un ascomiceto, el moho *Penicillium*, impedía el crecimiento de las bacterias (Figura 19.10). Por desgracia, Fleming no pudo apreciar totalmente el alcance médico de su descubrimiento. A comienzos de la 2.ª Guerra Mundial, algunos científicos británicos y americanos continuaron la labor de Fleming, recolectando *Penicillium* a partir de muchas fuentes. Por fin obtuvieron cepas útiles del hon-

## BIOLOGÍA DE LA CONSERVACIÓN

### La grafiosis del olmo

Hubo un tiempo en que el olmo americano (*Ulmus americana*) se plantaba a lo largo de Estados Unidos como árbol de sombra. Frente a otros árboles presentaba las ventajas de un crecimiento rápido y una elevada tolerancia a diversas condiciones de crecimiento adversas. Sin embargo, en la década de 1930, se introdujo en Norteamérica la grafiosis del olmo, procedente de Europa. Desde entonces, ha destruido a más de la mitad de los olmos americanos de Estados Unidos. Las avenidas que una vez recibían la sombra de hileras de olmos americanos se han quedado desarboladas o han sido replantadas con árboles de otras especies menos deseables.

El ascomicete *Ophiostoma ulmi* es el causante de esta enfermedad. Ésta se transmite de dos maneras: por los insectos y por las raíces. Los principales insectos vectores son dos especies de perforadores de la corteza del olmo que, como su nombre indica, se alimentan de la corteza del árbol. Aunque los perforadores que no portan el virus no ocasionan un daño significativo al árbol, los que han estado expuestos al hongo infectan el árbol por las heridas que producen. Una vez infectado, el árbol produce un exceso de crecimiento citoplásmico de las células del parénquima, que tapona las células conductoras de agua del xilema. Esta respuesta del árbol hace que el hongo deje de extenderse, pero también corta el suministro de agua a las partes del árbol por encima de la herida. Las hojas se marchitan y mueren, comenzando por la copa del árbol en sentido descendente. Al cabo de un mes, el árbol entero muere.

Seguidamente, el hongo se apodera del árbol muerto, produciendo esporas por todo el xilema y por debajo de la corteza. Estas últimas son pegajosas. Los perforadores adultos se sienten atraídos por los olmos muertos y procrean y ponen sus huevos en ellos. Las larvas que salen de los huevos se alimentan del árbol y se convierten en adultos. Cuando los adultos perforan la corteza para abrirse camino, se cubren de las esporas pegajosas y las transportan hacia otros árboles.

La grafiosis puede extenderse por las raíces si los árboles crecen muy cerca unos de otros. En estas condiciones, las raíces crecen juntas y comparten el xilema, algo que los árboles suelen hacer por beneficio mutuo. No obstante, dado que el hongo se expande precisamente por esta parte del árbol, los árboles lo comparten junto con el agua. El hongo puede desplazarse por una fila entera de olmos en unos pocos días a través de las raíces. Una forma de detener la transmisión de la enfermedad por los sistemas radicales es interrumpir las conexiones entre las raíces, generalmente cavando zanjas profundas entre los árboles. La solución suele ser difícil de aplicar en los enclaves urbanos sin llegar a dañar las tuberías y cables subterráneos.

Una poda minuciosa y frecuente de la madera muerta de la que los perforadores se alimentan es otra forma de controlar la expansión de la enfermedad. Estos programas sanitarios han conseguido salvar durante unos 25 años el 75% de los olmos en algunas ciudades. Otros métodos son el uso de fungicidas, insecticidas y trampas, que atraen a los perforadores hacia papel pegajoso impregnado de feromonas sexuales. También puede reducirse la probabilidad de infección al plantar otras especies de árboles con los olmos. La solución definitiva será la producción de olmos resistentes a la enfermedad. Varios laboratorios han obtenido árboles resistentes mediante la selección de las variedades que existen, y algunas líneas resistentes ya están disponibles para la plantación. Los intentos de introducir genes en el genoma del olmo americano para la resistencia al hongo están en marcha.



Un ejemplar enfermo de olmo americano; conidióforos de *Ophiostoma ulmi*.

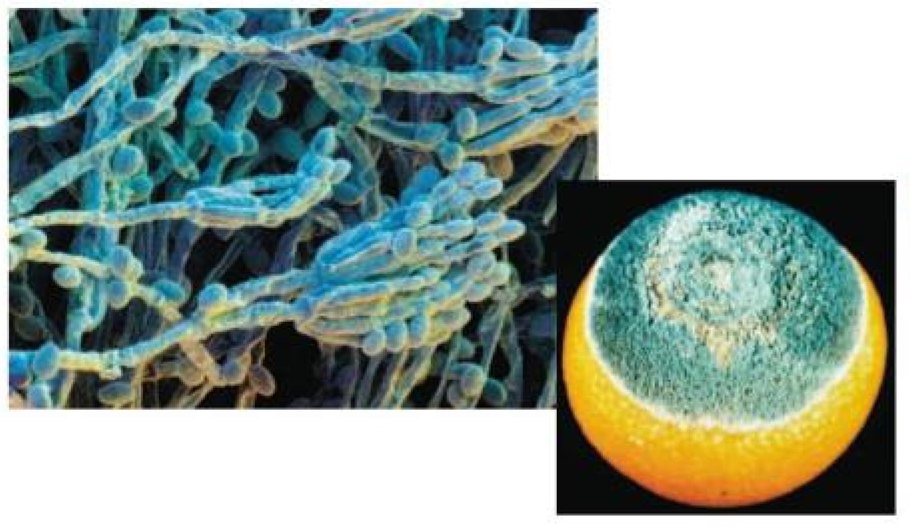


**Figura 19.10.** ***Penicillium.*** El moho *Penicillium* produce la penicilina, que inhibe el crecimiento de las bacterias Gram-positivas.

go, que producían una cantidad de penicilina de varios cientos de veces la producida por la cepa original de Fleming. La penicilina sustituye a un bloque de construcción vital en la pared celular de las bacterias Gram-positivas, bloqueando la síntesis de la pared celular. La pared resultante se debilita, y la bacteria explota debido a una ilimitada absorción de agua. Otro grupo de compuestos médicos importantes, las ciclosporinas, procede del ascomiceto del suelo *Cordyceps subsessilis*. Las ciclosporinas se utilizan para evitar el rechazo de los órganos en los pacientes con transplantes.

Los ascomicetos del género *Trichoderma* se sienten atraídos por las hifas de otros hongos, los cuales digieren. Varias especies de *Trichoderma* se encuentran bajo investigación exhaustiva, como un modo de controlar los hongos nocivos para las plantas. Como *Trichoderma* produce enzimas que degradan la madera, los científicos las estudian como un posible medio para producir etanol a partir de la madera. *Trichoderma* está también siendo investigado como fuente de enzimas que pueden añadirse a los detergentes de lavadora para suavizar los tejidos.

## Los basidiomicetos (filo Basidiomycota) producen esporas sexuales sobre células con aspecto de bastón, denominadas basidios

Todos conocemos las setas; las hemos visto en el mercado y en el campo. Las setas son uno de los varios tipos de estructuras reproductoras en los hongos del filo Basidiomycota, que se dividen en tres clases: Basidiomycetes, Teliomycetes y Ustilagomycetes.

### Clase Basidiomycetes

Los basidiomicetos comprenden más de 14.000 especies de setas comestibles, setas venenosas, falos hediondos, pedos de lobo, polìporos, hongos gelatinosos y nidos de pájaro (Figura 19.11). En lenguaje coloquial se suelen llamar setas, hongos o incluso champiñones a muchos de estos cuerpos fructíferos, que pueden ser comestibles, sin valor culinario o tóxicos.

Una seta es en realidad un cuerpo fructífero que sobresale del suelo y que se produce durante parte del ciclo vital del hongo. Más del 90% del volumen y masa del hongo puede permanecer bajo tierra en forma de micelios haploides de diferentes tipos de unión. En muchas especies, cada tipo de micelio viene determinado por una combinación única de alelos de dos genes, *A* y *B*. Por ejemplo, una especie que posee dos alelos *A* ($A_1$ y $A_2$) y dos alelos *B* ($B_1$ y $B_2$) presenta cuatro tipos de micelio $A_1B_1$, $A_2B_1$, $A_1B_2$ y $A_2B_2$. Una especie, el hongo *Schizophyllum commune*, posee al menos 300 alelos *A* y 90 alelos *B*, lo que implica cerca de 27.000 tipos de micelios distintos!

Muchos hongos de la clase Basidiomycetes no se reproducen asexualmente, aunque algunas especies producen esporas asexuales (conidios). En el ciclo vital del champiñón común, los micelios de diferentes tipos se atraen mutuamente y se fusionan, produciendo hifas dicarióticas (Figura 19.12). Las hifas dicarióticas se alargan

y ramifican, formando un micelio dicariótico que finalmente crece por fuera del suelo y produce una seta, también conocida como **basidiocarpo** o **basidioma**. Dentro del basidiocarpo, se forman grandes células en forma de bastón, denominadas **basidios**, en los extremos de la hifa dicariótica. Los núcleos de cada basidio experimentan cariogamia, que produce un núcleo diploide que a continuación sufre meiosis, dando origen a cuatro núcleos haploides por basidio. Se forman cuatro protuberancias en el extremo de cada basidio, y cada núcleo haploide se mueve hacia cada una de ellas. Éstas se convierten en **basidiósporas** haploides, que producen nuevos micelios haploides cuando germinan.

Por lo general, las setas constan de un sombrerillo (*píleo*) en el extremo de un tallo pequeño (*estípite*). En oca-



(b)

(a)



(c)



(d)



(e)



(f)

**Figura 19.11.** **Basidiomicetos.**

(a) Sillas de montar (*Polyporus squamosus*). (b) Cuescos o pedos de lobo (*Calostoma innabarina*). (c) Tremela amarilla (*Tremella mesenterica*). (d) Nido de pájaro (*Crucibulum laeve*). (e) Falo hediondo con *cortina*. (f) Parasoles (*Macrolepiota rhacodes*).

Basidiosporas (n)
Micelios (n)
Tipo de unión –
Plasmogamia
Tipo de unión +
Micelio dicariótico
Basidio con cuatro protuberancias
Núcleos haploides
Meiosis
n
2n
n + n
Basidiocarpo
Núcleos diploides
Reproducción sexual
Basidios (n + n)
Cariogamia

**Figura 19.12.** **Ciclo vital de una seta.**
Los micelios haploides de diferentes tipos se fusionan (plasmogamia) y producen micelios dicarióticos, que forman un basidiocarpo. La cariogamia y la meiosis se producen en el interior de los basidios.

siones, las setas que están en plena formación, denominadas *huevos*, se encuentran cubiertas por una fina membrana (*velo universal*), que se rompe cuando la seta aumenta de tamaño. A veces, restos de esta membrana pueden permanecer en la parte superior del píleo (*escamas*), alrededor del estípite (*anillo*) y en la zona basal del estípite (*volva*). Algunas setas poseen finas capas de tejido, denominadas *laminillas*, bajo el píleo. Cada laminilla está compuesta por muchas hifas.

Con frecuencia, un micelio dicariótico crece hacia fuera, en todas direcciones, desde el lugar donde se llevó a cabo la plasmogamia. Un círculo de setas, conocido comúnmente como *corro de brujas*, puede formarse periódicamente en el margen externo del crecimiento (Figura 19.13). Un micelio dicariótico puede continuar creciendo durante siglos, utilizando el suministro de alimentos del suelo a medida que crece. En 1992, los científicos descubrieron un micelio gigante en la Península Superior de



**Figura 19.13.** **Corro de brujas.**
Las setas de este corro son parte del mismo micelio.

Michigan, que cubría 15 hectáreas y pesaba unos 9.700 kilogramos. En ese momento, se pensó que era el mayor organismo del mundo, pero pronto perdió el título, pues en Oregón se encontró otro micelio que cubría 890 hectáreas! Ambos eran micelios de una especie del género *Armillaria*.

Muchas setas son comestibles, como *Agaricus brunescens* (también conocida como *A. bisporus*), el champiñón más común del mercado (*véase* el cuadro *Las plantas y las personas* en esta misma página). Con todo, algunas setas (menos del 1%) son venenosas (Figura 19.14). En la etapa huevo, el aspecto de las setas comestibles y de las venenosas suele ser muy similar. Generalmente, las toxinas de las setas venenosas son alcaloides, y las diferentes especies varían mucho en la cantidad de toxinas que contienen. La ingestión de cantidades no letales de las toxinas de algunas setas puede causar vívidas alucinaciones , lo que explica el uso de estos hongos en ciertas ceremonias religiosas.

### *Clase Teliomycetes*

Las más de 7.000 especies de royas de la clase Teliomycetes no forman setas, sino que forman basidios septados, que se desarrollan en regiones denominadas **soros**, en las hojas o tallos de los vegetales infectados. Una serie de royas provocan enfermedades en las plantas y árboles de cultivo, lo que afecta muy negativamente a la disponibilidad y al coste de los alimentos. Los agricultores obtienen un menor rendimiento y afrontan mayores costes derivados de la lucha contra las enfermedades. Los consumidores pagan más porque la producción disminuye. Los paí-

## LAS PLANTAS Y LAS PERSONAS

### Cultivo de champiñones

*Agaricus brunnescens*, el típico champiñón del mercado o de las pizzas, representa el 90% de la producción comercial de hongos en Estados Unidos, y el 40% de la mundial. Los champiñones Portabella son simplemente una cepa mayor, de color marrón, de la misma especie. *A. brunnescens* también ha recibido el nombre de *A. bisporus* (que quiere decir «dos esporas»), puesto que cada basidio produce sólo dos basidiósporas, cada una de las cuales contiene dos núcleos. Por consiguiente, cuando la basidiospora germina, el micelio que forman ya es dicariótico.

El cultivo de los champiñones conlleva varios pasos. En primer lugar, se descompone, o «composta», estiércol de caballo en enormes pilas por bacterias y otros hongos. A continuación, se transfiere a bandejas de madera, donde se esteriliza para matar los microorganismos responsables del compost original. El estiércol es entonces inoculado con micelios de *A. brunnescens* que han estado creciendo en granos de cereales esterilizados. Una vez que el compost ha sido plenamente colonizado por el micelio, se colocan varios centímetros de suelo (*capa de cobertura*) sobre el estiércol para estimular la formación de basidiocarpos (champiñones). Los champiñones listos para comercializarse pueden recogerse entre dos y tres semanas después.

*Lentinus edodes* u hongo shii-take es la segunda especie más utilizada como alimento. La proteína de shii-take presenta todos los aminoácidos esenciales, luego puede ser importante en la dieta vegetariana. Los hongos shii-take también contienen un polisacárido conocido como *lentinano*. Algunos estudios sugieren que el lentinano puede ser útil para descender los niveles de colesterol y acentuar el efecto aniquilador contra el cáncer de la quimioterapia.



Producción comercial de champiñones.



**Figura 19.14.** Setas venenosas.
(a) Oronja verde (*Amanita phalloides*).
(b) Oronja fétida (*Amanita virosa*).

zo es difícil de conseguir, pues la roya experimenta continuas mutaciones. Se conocen más de 350 razas genéticas de la roya. Otro método es la interrupción del ciclo vital de las royas eliminando del área los huéspedes de menor relevancia económica. Con todo, algunas royas, como la roya negra, pueden sobrevivir en el huésped restante, especialmente donde el clima es lo suficientemente cálido como para permitir que dicho huésped crezca a lo largo del año.

Las royas poseen complejos ciclos vitales en los que participan varios tipos diferentes de esporas. Tomemos como ejemplo la roya negra. Durante la primavera, las *basidiósporas* haploides producidas en el trigo germinan en el agracejo. Las esporas germinantes forman hifas que se introducen en las hojas a través de los estomas y se convierten en micelios, que producen gametos haploides. Los micelios liberan secreciones con aspecto de néctar que atraen a los insectos, los cuales transportan los gametos de hoja en hoja y de planta en planta. La plasmogamia entre los gametos y las hifas de tipos de unión opuestos da origen a hifas dicarióticas, que producen *ecidiósporas*. Las ecidiósporas infectan el trigo, en el que germinan como hifas

ses tienen que importar alimentos o reducir las exportaciones rentables de alimentos.

Muchas royas son parásitos de dos especies de plantas en su ciclo vital. Por ejemplo, la roya del grosellero (*Cronartium ribicola*) infecta los pinos de cinco agujas y las grosellas o uvas crispas del género *Ribes* (Figura 19.15a). La roya negra del trigo (*Puccinia graminis*) infecta el trigo y el agracejo, lo que causa unas pérdidas anuales de más de 1.000 millones de dólares (unos 818 millones de euros) sólo en Estados Unidos y Canadá (Figura 19.15b). Por lo general, los fungicidas no suelen ser efectivos contra las royas. Para combatir la roya negra, los agrónomos intentan lograr cultivares de trigo genéticamente resistentes, pero una resistencia a largo pla-

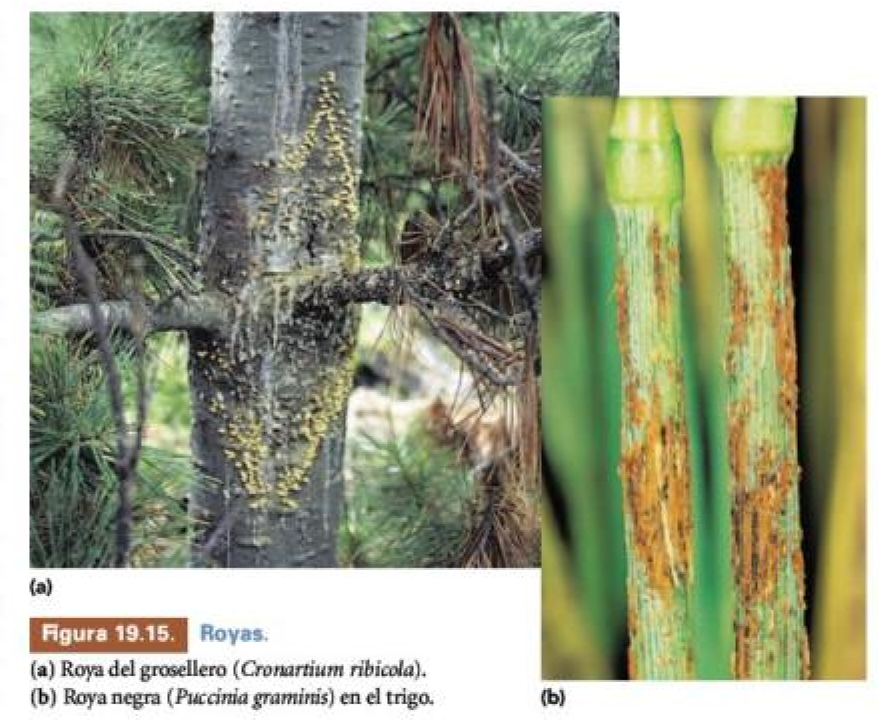


**Figura 19.15.** Royas.
(a) Roya del grosellero (*Cronartium ribicola*).
(b) Roya negra (*Puccinia graminis*) en el trigo.

dicarióticas, que producen *uredásporas* a lo largo del verano. A finales de éste y a principios del otoño, las hifas detienen gradualmente la producción de uredásporas y comienzan a producir *teliósporas* dicarióticas, que experimentan cariogamia y luego invernan. En la primavera, la meiosis da origen a las basidiósporas, las cuales reinician el ciclo vital.

### *Clase Ustilagomycetes*

Al igual que las royas, los carbones (clase Ustilagomycetes) provocan un daño económico considerable en los cultivos. Más de 1.000 especies de carbones son parásitos de unas 4.000 especies de plantas con flores, incluidos todos los cereales y gramíneas de interés comercial. Un carbón típico es *Ustilago maydis*, que infecta el maíz (Figura 19.16). Aunque *U. maydis* es pluricelular en la naturaleza, puede cultivarse como hongo unicelular en el laboratorio, donde los biólogos pueden estudiar y manipular su genoma.

Una infección de carbón en el maíz comienza con la germinación de una sola basidióspora, que produce numerosas hifas. La plasmogamia entre las hifas de diferentes tipos de unión da lugar a hifas dicarióticas, que forman un gran soro. El tejido vegetal cercano se hincha, pues el micelio del hongo estimula tanto el crecimiento como la división de las células vegetales. El hongo suele entonces extenderse desde la región infectada, denominada tumor o **agalla**, hacia otras partes del vegetal. Generalmente, *Ustilago maydis* infecta las mazorcas, los granos y el tallo, donde interrumpe la translocación en el xilema y el floema. Las hifas dicarióticas producen millones de teliósporas. El carbón recibe su nombre de la apariencia gris-verdosa, cubierta de hollín, de éstas. La cariogamia y la meiosis tienen lugar en las teliósporas, que invernan. Al igual que las teliósporas de la mayoría de los carbones, los de *U. maydis* se diseminan con el viento. Cuando germinan en primavera, producen basidios septados que forman las cuatro basidiósporas habituales. Estas esporas infectan a otros vegetales de forma directa y producen, además, células infecciosas haploides, conocidas como esporidios.



**Figura 19.16.** Carbón del maíz (*Ustilago maydis*).

Aunque la mayoría de los carbones se consideran plagas a causa de su efecto destructivo en los vegetales, algunas personas piensan que el carbón del maíz es un manjar. En México se le conoce como *huitlacoche* y se come antes de que las teliósporas maduren. De hecho, algunos agricultores infectan su maíz con el hongo, pues el huitlacoche alcanza un precio elevado entre sus devotos. El maíz infectado por el carbón se utiliza para hacer sopas y puré de maíz, entre otros platos, que son una delicia según los que han tenido el valor de probarlos.

### Repaso de la sección

1. **¿En qué se diferencian los quitridiomicetos de otros hongos?**
2. **Explica la relación entre estolones, rizoides, esporangióforos y esporangios en los zigomicetos.**
3. **¿Qué es un ascocarpo? ¿Y un asca?**
4. **¿Qué papel desempeñan los basidios en la reproducción de las setas?**

## Asociaciones fúngicas con otros organismos

Al menos un cuarto del total de especies de hongos está implicado en relaciones simbióticas con organismos de otras especies. Estas íntimas interacciones a largo plazo pueden ser parasíticas, en las que una de las especies se beneficia, mientras que la otra se ve dañada; o mutualistas, en las que ambas especies se benefician. Hemos leído acerca de varios hongos parásitos con anterioridad en este ca-

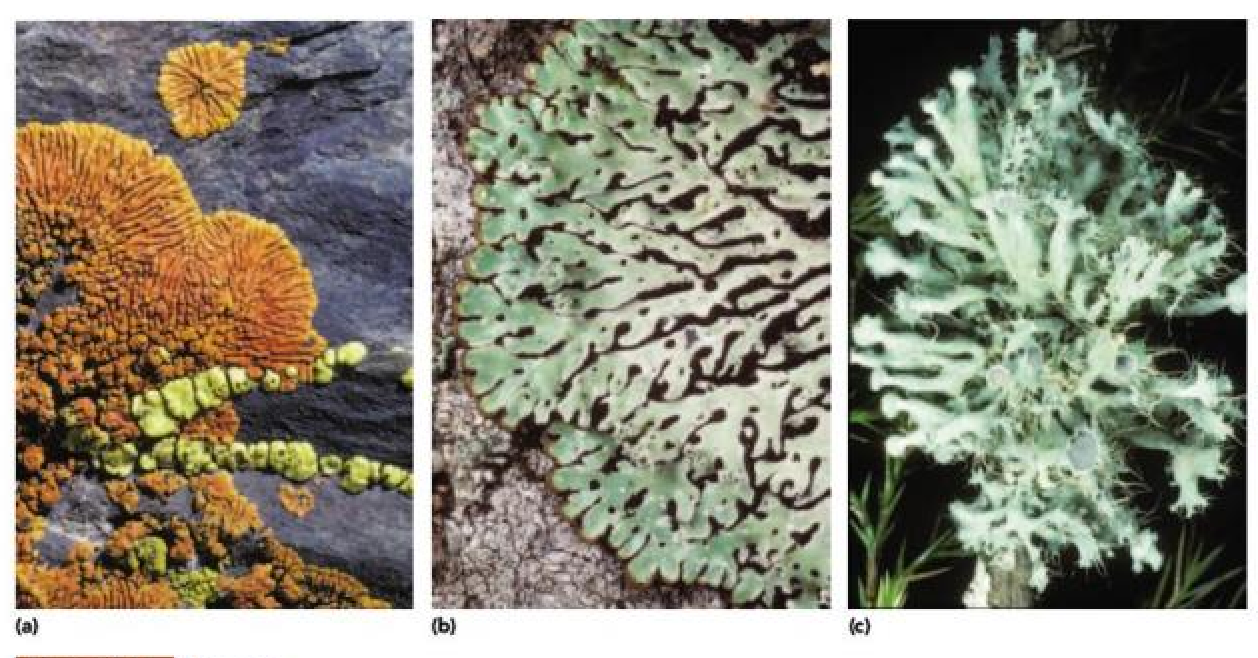
pítulo, incluidos la tiña del castaño, la roya negra, y el carbón del maíz. En el Capítulo 4 vimos las micorrizas, una interacción mutualista entre las raíces vegetales y los hongos, mediante la que el vegetal aporta moléculas orgánicas, y el hongo aumenta la superficie de la raíz, acelerando la absorción de agua y minerales del suelo. En esta sección, examinaremos dos relaciones simbióticas adicionales en las que participan los hongos.

## Los líquenes son asociaciones de hongos con algas o bacterias fotosintéticas

Los **líquenes** son asociaciones vivas entre un hongo y un socio fotosintético, ya sea un alga o una cianobacteria. El hongo de un liquen se denomina *micobionte*, y el alga o cianobacteria se denomina *fotobionte*. Al menos, 23 géneros de algas y 15 géneros de cianobacterias se dan en los líquenes. Aunque cada liquen se compone de dos especies, su nomenclatura científica le trata como si fuera una especie única: el nombre que se le da es el del hongo. Los cálculos del número de especies de líquenes varían entre 13.500 y 30.000. Generalmente, los líquenes se clasifican de acuerdo con el tipo de hongo que contienen. Cerca del 98% de los hongos presentes en los líquenes son ascomicetos, y el 2% restante son basidiomicetos. Las pruebas moleculares sugieren que los líquenes evolucionaron a través de varios acontecimientos independientes y que algunos grupos principales de ascomicetes, que no forman líquenes, evolucionaron a partir de hongos formadores de líquenes.

El cuerpo de un liquen, denominado *talo*, contiene básicamente hifas fúngicas. En algunos talos, las células del fotobionte aparecen por todo el liquen. No obstante, lo normal es que las células fotosintéticas aparezcan en una capa cerca de la parte superior del talo. Como muestra la Figura 19.17, estos líquenes llamados estratificados pueden tener aspecto compacto (*crustáceos*), de pequeñas hojas (*foliáceos*) o de arbusto (*fruticulosos*).

Los científicos que estudian los líquenes no están seguros de si todos o el grueso de los líquenes presenta relaciones mutualistas. Para el micobionte, el beneficio es claro: recibe compuestos de carbono y, en los líquenes con cianobacterias, nitrógeno fijado del fotobionte. Sin embargo, para el fotobionte, el beneficio no es tan evidente. Algunas algas y cianobacterias existen como especies de vida libre y como fotobiontes en el mismo hábitat y, en estos casos no hay una ventaja patente al vivir con un hongo como parte de un liquen. En otros casos, el micobionte puede promover la supervivencia del fotobionte al asegurar el talo a las rocas y otros substratos duros, y al proporcionar una



(a) (b) (c)

**Figura 19.17.** Líquenes.

(a) Liquen crustáceo (*Caloplaca ignea*). (b) Liquen folioso (*Menegazzia terebrata*). (c) Liquen fruticuloso (*Heterdermia echinata*).

gruesa capa superficial que impide la desecación. Los líquenes pueden desecarse hasta que cuenten con un pequeño porcentaje de agua, y pueden recuperarse con rapidez en cuanto se rehidraten. Asimismo, las hifas fúngicas cercanas a la superficie de muchos líquenes contienen compuestos que protegen al fotobionte del daño producido por la luz ultravioleta (UV). La concentración de estos compuestos en los líquenes se corresponde bastante con la intensidad de luz UV de las regiones donde crecen.

Estas características únicas explican la capacidad de los líquenes para sobrevivir en numerosos medios terrestres, incluso algunos que son inhóspitos para otras formas de vida. Por ejemplo, los líquenes suelen crecer en rocas expuestas, a menudo en lugares barridos por el viento y de extremas y muy variables temperaturas. Entre 200 y 300 especies de líquenes se dan en la Antártida, donde apenas unas pocas especies vegetales pueden sobrevivir. En regiones de la Antártida particularmente inclementes, los líquenes crecen entre partículas de arena y entre los cristales de rocas como criptoendolitos (de las palabras griegas *kryptos*, que significa «escondido», *endon*, que significa «dentro», y *lithos*, que significa «piedra»). Los líquenes crecen en las montañas a alturas de hasta 7.300 metros, en desiertos calurosos y en la línea de costa sujeta a la salpicadura intermitnete de maresía. En las ciudades, los líquenes pueden encontrarse en edificios, pavimentos e incluso en vidrieras. También abundan en medios menos extremos, como las selvas, donde cubren los troncos de los árboles y el suelo forestal. Un solo árbol de un bosque puede albergar varias docenas de especies de líquenes.

Los líquenes son bastante sensibles a las perturbaciones del medio y a la contaminación medioambiental. Por ejemplo, los cambios en la humedad media de una región por culpa de la tala de árboles o de la retención de ríos pueden hacer que algunas especies se extingan y que otras aparezcan. Los líquenes reaccionan con la lluvia ácida (producida cuando los óxidos de azufre y de nitrógeno se disuelven en el agua de lluvia) y absorben fácilmente la contaminación por partículas de los vehículos de motor, de las plantas de electricidad y de las fábricas que liberan partículas con metales pesados y otros compuestos tóxicos. El tipo de metales acumulados en los líquenes puede emplearse con frecuencia para identificar la fuente contaminante, creando así la prueba para la acción correctiva. La medida de la tasa de crecimiento de los líquenes suele proporcionar una valoración precisa de la identidad de determinados tipos de agentes contaminantes, así como de su concentración.

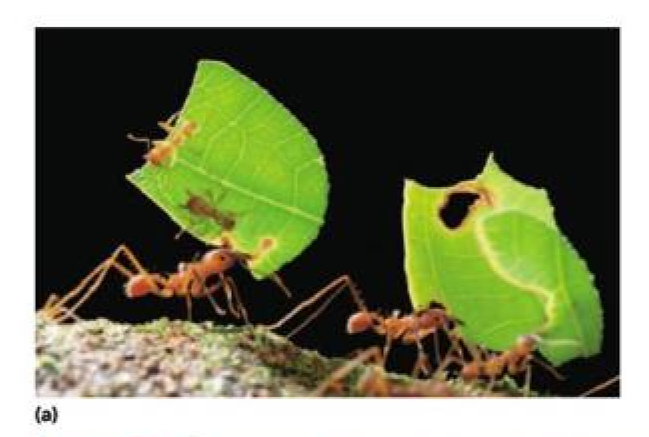
La importancia de los líquenes para el ser humano va más allá de su uso para controlar la contaminación del aire. Los líquenes que contienen cianobacterias como fotobiontes incrementan la fertilidad del suelo al fijar nitrógeno. Algunas especies de líquenes indican la presencia de determinados metales en las rocas y en el suelo donde crecen. El conocimiento de este hecho ha servido de ayuda a los buscadores desde los tiempos de la antigua Roma. Durante miles de años, los líquenes también se han utilizado para fabricar tintes para tejidos y pinturas. Antes de que en la década de 1900 llegaran los tintes sintéticos, la recolección de líquenes era una actividad común, y las grandes fábricas para la obtención de tintes a partir de líquenes eran frecuentes en todo el mundo.

De manera habitual, los líquenes que crecen en las rocas comienzan el proceso por el que éstas se rompen para formar el suelo que puede sustentar el crecimiento de las plantas (*véase* el Capítulo 25). Los líquenes liberan metabolitos ácidos que descomponen las rocas mucho más rápido que la meteorización producida por el viento, la lluvia o los hielos y deshielos. Estos metabolitos disuelven los minerales de la roca, haciendo que estén disponibles para el micobionte y el fotobionte del liquen.

Los líquenes son miembros importantes de muchas comunidades biológicas. Por ejemplo, los conocidos como líquenes de los renos (*Cladonia*) aportan cerca de la mitad del alimento consumido por los renos, o caribúes, de la tundra ártica. En invierno, cuando las plantas escasean, los renos apartan la nieve con sus pezuñas para llegar hasta el liquen.

## Algunos hongos forman asociaciones mutualistas con insectos

Los hongos participan en un abanico de asociaciones simbióticas con los insectos. Muchas de ellas son parasíticas y pueden terminar en la muerte de éstos. Otras, sin embargo, son mutualistas. Una de las más interesantes es la que se produce entre varias especies de basidiomicetos y las hormigas cortadoras de hojas del género *Atta*, de Centroamérica (Figura 19.18). Las hormigas habitan en colonias de hasta ocho millones de individuos. Cada colonia construye un nido subterráneo que puede albergar hasta 1.000 cámaras, cada una de aproximadamente 30 centímetros de diámetro. En muchas de las cámaras, las hormigas cultivan huertas de hongos, donde atienden a los micelios que se alimentan de los trozos de hojas que las hormigas cortan de la vegetación cercana. Los hongos se alimentan de las hojas, empleando la enzima celulasa para descomponer la celulosa que contienen. Las hormigas, como la mayoría


(a)


(b)

**Figura 19.18.** **Asociación mutualista entre hongos y hormigas.**
**(a)** Una hormiga cortadora de hojas de Centroamérica (*Atta*) transporta un trozo de hoja hacia su nido. **(b)** Una de las huertas de hongos atendidas por las hormigas.

de los animales, carecen de celulasa. Recolectan las puntas hinchadas de las hifas, denominadas *bromacios*, como su alimento. Las hormigas además patrullan las huertas y retiran continuamente otros hongos, en especial aquéllos que consumen las principales especies que forman la huerta. Las hormigas reinas establecen las nuevas colonias, y son ellas las que cargan las hifas fúngicas en una bolsita que tienen en la boca.

Las termitas africanas y asiáticas de la subfamilia *Macrotermitinae* también cultivan huertas de hongos. Mientras que muchas termitas contienen en su intestino protistas que pueden digerir la celulosa, estas termitas no. Su relación con los micelios fúngicos es similar a la de las hormigas cortadoras de hojas, salvo por el hecho de que las termitas suelen traer a los hongos piezas de madera o de vegetación muerta rica en celulosa. Estas termitas viven en montículos por encima del suelo que pueden alcanzar seis metros de altura y tres metros de diámetro.

## Repaso de la sección

1. **En aquellos líquenes que parecen presentar asociaciones mutualistas, ¿de qué manera se beneficia cada socio?**
2. **¿Qué son los criptoendolitos?**
3. **¿Por qué algunas hormigas y termitas cultivan huertas de hongos?**

# RESUMEN

## Características de los hongos e historia evolutiva

**Una combinación de características relativas a la morfología y al desarrollo distingue a los hongos de otros organismos (págs. 459-460)**
Los hongos son organismos heterótrofos que absorben el alimento después de descomponerlo en pequeñas moléculas. La mayoría de los hongos son pluricelulares y se componen de filamentos de células, las hifas, entretejidas en micelios. Los hongos que se reproducen sexualmente suelen formar micelios dicarióticos, durante el período entre la fusión nuclear (cariogamia) y la fusión citoplásmica (plasmogamia). Las paredes celulares de los hongos contienen quitina.

**Los hongos probablemente evolucionaron a partir de protistas flagelados (págs. 460-461)**
Los análisis moleculares sugieren que los hongos evolucionaron hace unos 1.500 millones de años, probablemente a partir de un protista flagelado que también es ancestro de los animales. Las asociaciones muy tempranas de los hongos con otros organismos en micorrizas y líquenes pueden haber sido importantes en el establecimiento de la vida eucariótica en la tierra firme.

## Estudio de la diversidad de hongos

**Los quitridiomicetos (filo Chytridiomycota) producen células reproductoras flageladas (pág. 461-462)**
Los quitridiomicetos son los únicos hongos que producen esporas y gametos flagelados. Por norma general, viven como mohos de agua dulce, y algunos presentan un ciclo vital con alternancia de generaciones, lo cual es inusual en los hongos.

**Los zigomicetos (filo Zygomycota) producen resistentes zigosporangios antes de la meiosis (págs. 462-463)**
La mayoría de los zigomicetos, incluido el moho negro del pan (*Rhizopus*), forman hifas cenocíticas y poseen ciclos vitales tanto asexuales como sexuales. La reproducción asexual predomina en medios estables. Unas condiciones poco favorables activan la reproducción sexual, que implica la formación de zigosporangios con gruesas y resistentes paredes, cada uno de los cuales contiene una zigóspora.

**Los ascomicetos (filo Ascomycota) producen esporas sexuales en sacos, denominados *ascas* (págs. 465-469)**
Los ascomicetos comprenden los hongos copa, las trufas, las colmenillas, la mayoría de las levaduras y un surtido de mohos y oídios. La mayoría presentan hifas septadas. Los ascomicetos forman esporas asexuales en una especie de sacos, denominados *ascas*, que están contenidos en un cuerpo fructífero, denominado *ascocarpo*. Algunos ascomicetos se utilizan para fabricar productos alimenticios o medicinas, como la penicilina. Otros producen toxinas que contaminan los alimentos o provocan enfermedades, como la fiebre del valle y el pie de atleta.

**Los basidiomicetos (filo Basidiomycota) producen esporas sexuales sobre células con aspecto de bastón, denominadas *basidios* (págs. 469-474)**
Los basidiomicetos engloban las setas, los falos hediondos, los políporos, las royas y los carbones, entre otros. Muchos carecen de un ciclo vital asexual. Los basidiomicetos producen esporas sexuales que surgen como protuberancias en grandes células abastonadas (basidios). En los hongos que pertenecen a la clase Basidiomycetes, los basidios están contenidos en un basidiocarpo. En las royas y los carbones, los basidios se desarrollan en los soros. Muchas royas y carbones provocan enfermedades en plantas y árboles de cultivo.

## Asociaciones fúngicas con otros organismos

**Los líquenes son asociaciones de hongos con algas o bacterias fotosintéticas (págs. 475-476)**
El cuerpo de un liquen se compone básicamente de hifas fúngicas, que fijan el liquen en el substrato e impiden la desecación. Entre las hifas se encuentran las células de algas o de cianobacterias, que aportan compuestos de carbono y, en ocasiones, nitrógeno fijado a las hifas. Los líquenes pueden sobrevivir en muchos medios terrestres, pero son sensibles a las perturbaciones y la contaminación medioambientales.

**Algunos hongos forman asociaciones mutualistas con insectos (págs. 476-477)**
Las hormigas cortadoras de hojas y ciertas termitas cultivan huertas de hongos. Los insectos cultivan los hongos en cámaras subterráneas o en montículos superficiales, y los alimentan de vegetación o de trozos de madera. Los hongos producen puntas hinchadas en las hifas, que los insectos comen.

## Cuestiones de repaso

1. ¿Por qué es importante la descomposición? ¿Qué sucedería si ésta no se produjera?
2. ¿Cuál es la diferencia entre hifas septadas y cenocíticas?
3. Explica la diferencia entre plasmogamia y cariogamia. ¿Qué es un micelio dicariótico?
4. ¿Qué edad tienen los fósiles de hongos más antiguos?
5. Según la secuenciación molecular, ¿cuándo se cree que los hongos aparecieron como reino?
6. ¿Qué condiciones pueden hacer que el moho negro del pan inicie la reproducción sexual?
7. Nombra varios ejemplos de ascomicetos.
8. ¿Cómo se reproducen asexualmente los ascomicetos?
9. Explica los pasos implicados en la formación de un asca.
10. ¿Por qué es importante el moho *Penicillium*?
11. ¿Qué diferencia existe entre setas, royas y carbones?
12. ¿Qué es un ascocarpo?
13. ¿Qué tienen en común el trigo y el agracejo?
14. ¿Cuándo es el carbón una exquisitez?
15. ¿Qué diferencia hay entre un fotobionte y un micobionte?
16. ¿Por qué la asociación de hormigas *Atta* y ciertos hongos es mutualista?

## Cuestiones para reflexionar y debatir

1. En el tronco de un árbol, observas lo que parece ser una enfermedad. ¿Cómo determinarías si se debe a un insecto, un virus, una bacteria o un hongo?
2. Un amigo recolecta setas silvestres y comprueba su seguridad para el consumo humano dándole primero unas pocas a su perro. ¿Qué opinas de este método de comprobación?
3. ¿Qué sucede con las millones de esporas producidas por una seta típica?
4. ¿Por qué crees que los políporos suelen crecer en árboles muertos?
5. ¿Cómo probarías la hipótesis de que el ergotismo estuvo implicado en un acontecimiento histórico, como los juicios de las brujas de Salem?
6. ¿Cómo de diferente sería el mundo si los hongos no existieran?

7. Las hifas son estructuras muy versátiles que los hongos utilizan para crecer, procurarse alimento, llevar a cabo los porcesos reproductores (fertilización y meiosis) y formar complejas estructuras reproductoras. Dibuja diagramas explicados para ilustrar esta versatilidad en grupos o especies de hongos concretos.

## Conexión evolutiva

¿Qué características de los hongos indican que estos organismos pertenecen a una línea evolutiva diferente de la de las plantas?

## Para saber más

Hudler, George W. *Magical Mushrooms, Mischievous Molds.* Princeton, NJ: Princeton University Press, 1998. Este profesor de la Universidad de Cornell hace que el estudio de los hongos parezca el más fascinante de los temas. Relaciona los hongos con la historia, la salud y con intereses humanos de todo tipo.

Bon, Marcel. *Guía de campo de los hongos de España y de Europa.* Barcelona: Edicionas Omega, 2005. Esta guía contiene láminas, claves y descripciones que ayudan a reconocer más de 1.500 especies y variedades de hongos.

Purvis, William. *Lichens.* Washington, DC: Smithsonian Institution Press, 2000. Este exhaustivo libro está muy bien ilustrado y repleto de detalles de interés.

Schaechter, Elio. *In the Company of Mushrooms: A Biologist's Tale.* Cambridge, MA: Harvard University Press, 1998. Esta guía para la clasificación de setas cuenta con muchos detalles interesantes sobre el mundo de los hongos.

# 20

# Briófitos



Musgos en el *Olympic National Park* de Washington, EE. UU.

## Introducción a los Briófitos

Los Briófitos se encontraban entre las primeras plantas terrestres

Los Briófitos poseen numerosos caracteres comunes a las algas verdes de la clase Charophyceae y a las plantas vasculares

En los Briófitos, la alternancia de generaciones implica un gametófito dominante y un esporófito dependiente de él

Los Briófitos desempeñan un importante papel ecológico en muchos aspectos

Muchas especies de Briófitos toleran las condiciones de sequía

## Hepáticas: filo Hepatophyta

Los gametófitos de las hepáticas pueden ser talosos o foliosos

El ciclo vital de una hepática pone de manifiesto la dominancia del gametófito

## Antoceros: filo Anthocerophyta

El ciclo vital de un antocero presenta un esporófito en forma de cuerno

La historia evolutiva de los antoceros, así como la de otros Briófitos, es objeto de debate

## Musgos: filo Bryophyta

Existen tres clases principales de musgos

El ciclo vital de *Polytrichum* muestra las características típicas de los musgos

En los tres capítulos anteriores, estudiamos los virus y los organismos del dominio Archaea, del dominio Bacteria y del dominio Eukarya (reino Protista y reino Fungi). Nos ocupamos de las formas de vida fotosintéticas y de los organismos que provocan enfermedades en los vegetales o descomponen moléculas orgánicas complejas. Ahora centraremos nuestra atención en el reino Plantae, comenzando por los tipos de representantes más simples, los Briófitos (del griego *bryon*, «musgo», y *phyton*, «planta»), que comprenden las hepáticas, los antoceros y los musgos. Los Briófitos más familiares son los musgos, que suelen crecer en medios húmedos como bosques o humedales, pero que también se encuentran en regiones secas como las tundras. Los Briófitos, que se encontraban entre los primeros vegetales terrestres, han existido, según los testimonios fósiles, desde hace más de 400 millones de años y, tal vez, a tenor de las pruebas moleculares, hace incluso 700 millones de años.


Un cultivador de turba, cavando el terreno en Irlanda.

Algunos de los Briófitos más comunes son miembros del género de musgos *Sphagnum* (esfagnos), que generalmente habitan en turberas y cubren entre un 1% y un 3% de la masa terrestre del Planeta. Como el tejido nuevo del esfagno crece encima del antiguo, sólo los pocos centímetros superiores son fotosintéticos. El resto del vegetal permanece adherido debajo, donde muere y se descompone junto con otras plantas para formar un suelo orgánico, conocido como turba, razón por la que *Sphagnum* se denomina también *musgo de turba*. Los esfagnos absorben entre 10 y 20 veces en humedad su peso seco, lo que los hace útiles como complemento del suelo para incrementar la materia orgánica y la retención de agua de éste.

Las grandes áreas de esfagnos, conocidas como *turberas*, ocupan unos 400 millones de hectáreas en todo el mundo, el equivalente a casi la mitad del área continental de Estados Unidos. Los esfagnos son particularmente habituales en regiones frías y húmedas, como Irlanda y parte del noreste de Estados Unidos y Canadá. Se calcula que las turberas almacenan 400.000 millones de toneladas de carbono orgánico, que puede servir como fuente de combustible. La turba produce 3,3 kilocalorías por gramo, mucho más que la madera, pero bastante menos que el carbón. Las reservas de turba de Estados Unidos contienen tanta energía como 240.000 millones de barriles de petróleo (el equivalente a un suministro de 38 años para Estados Unidos). Dado que los combustibles fósiles comienzan a escasear y a encarecerse, la turba se volverá sin duda más popular. Irlanda ya obtiene el 20% de su combustible de la turba. *Sphagnum* es una fuente de energía renovable que acumula biomasa al doble de ritmo que el maíz, pero su explotación puede dañar los frágiles humedales.


El hombre de Tollund, hallado en Dinamarca, se conservó gracias a los ácidos tánicos de un pantano de turba.

La capacidad de absorción de agua del esfagno lo ha hecho útil, siglo tras siglo, para el drenaje de heridas y como material para pañales. Antes de que se utilizara la gasa de algodón, se vendían grandes cantidades de esfagno para estos fines. Cuando durante la Guerra Civil estadounidense y la Primera Guerra Mundial menguaron los suministros de gasas, los profesionales médicos optaron por el esfagno como producto fácilmente disponible y que podía esterilizarse. El esfagno no sólo mantenía las heridas limpias y bien drenadas, sino que impedía las infecciones y favorecía su curación. El efecto antibiótico de *Sphagnum* puede deberse simplemente a su pH ácido, o puede que el musgo contenga compuestos antibacterianos.

El esfagno impide la descomposición de los animales y los vegetales que mueren en él. Las operaciones mineras de turba comercial han desenterrado cuerpos humanos de hasta 3.000 años de edad. La turba también conserva el polen de la planta, lo que ofrece a los científicos una excelente idea de los climas y vegetaciones pasados. Como la turba resiste la descomposición, toma una cantidad considerable de $CO_2$ que de otra manera contribuiría al calentamiento global.

El esfagno también acumula metales pesados, como el plomo, el cobre y el zinc, que están asociados a actividades humanas del tipo de la minería y la industria. Cuando se realizan sondeos en las turberas, las capas pueden datarse utilizando carbono radioactivo y pueden analizarse para comprobar la presencia de metales pesados.

Aunque la mayoría de los Briófitos no son tan importantes para el ser humano como lo es *Sphagnum*, todos presentan una historia natural sorprendente y son miembros vitales de sus comunidades vegetales. Estudiaremos la historia evolutiva general y las características comunes de los Briófitos antes de explorar las características distintivas de las hepáticas, los antoceros y los musgos.

# Introducción a los Briófitos

Cuando la concentración de oxígeno en la atmósfera alcanzó cerca del 2%, aproximadamente una décima parte del nivel actual, los eucariotas pluricelulares podían sobrevivir en tierra si retenían la suficiente agua. Cuando las plantas terrestres evolucionaron a partir de las algas verdes, los Briófitos se encontraban entre los primeras plantas que colonizaron la tierra firme. Como en la actualidad, generalmente se localizaban en ambientes húmedos donde había mucha disponibilidad de agua dulce. El término *Briófitos* no se refiere a una clasificación científica, sino a una referencia informal de todas las plantas no vasculares. Los **briólogos**, científicos que estudian los Briófitos, clasificaban antiguamente todas las plantas no vasculares dentro del filo Bryophyta, con tres clases. Con todo, cada una de estas clases se ha elevado a un filo diferente: el filo Hepatophyta, que consta de unas 6.000 especies de hepáticas; el filo Anthocerophyta, que comprende unas 100 especies de antoceros, y el filo Bryophyta, que engloba unas 9.250 especies de musgos (Figura 20.1). La clasificación de tres filos separados refleja la visión de que las hepáticas, los antoceros y los musgos evolucionaron independientemente en rutas separadas a partir del mismo grupo de ancestros de algas verdes.

## Los Briófitos se encontraban entre las primeras plantas terrestres

Las plantas terrestres aparecen por primera vez en el registro fósil hace unos 450 millones de años, en fragmentos fósiles que parecen ser de origen hepático. La tierra ofrecía más abundancia de luz solar y un substrato de rocas rico en minerales. Evidentemente, las algas verdes no salieron del agua para beneficiarse de estas condiciones. Por el contrario, las primeras plantas terrestres evolucionaron después de que ciertas especies de algas verdes quedaran aisladas sin agua alrededor, durante períodos de sequía estacional. Las adaptaciones que las ayudaron a sobrevivir a las sequías tenían valor de supervivencia y se volvieron más abundantes. Entre estas adaptaciones probablemente se encontraran los tallos verticales por encima del suelo y los tallos subterráneos, especializados en la absorción de agua y nutrientes.

Los Briófitos evolucionaron aproximadamente al mismo tiempo que los animales anfibios. Al igual que las ranas, sapos y salamandras, sus espermatozoides necesitan agua libre por la que nadar hasta la ovocélula. Por esta razón, es normal que los Briófitos habiten en zonas húmedas, como turberas (*véase* el cuadro *Evolución* en la página siguiente), o bosques con frecuencia envueltos en nubes o niebla. No obstante, algunos Briófitos pueden sobrevivir en medios generalmente secos, como desiertos y tundras.

Puesto que los Briófitos poseen cuerpos blandos, se descomponen antes de que puedan fosilizarse bien, por ello existen escasas muestras de su forma, lo que dificulta la determinación de su filogenia primaria. Los primeros fósiles completos de Briófitos datan de casi el final del Período Devónico, hace unos 360 millones de años. Los datos recientes de secuenciación de ADN, ARN y proteínas indican que los Briófitos pueden haberse originado hace tanto como 700 millones de años, a partir del mismo grupo de algas verdes que dieron origen a las plantas vasculares (este punto lo estudiaremos con mayor detalle en el Capítulo 21). Si pudiéramos viajar atrás en el tiempo hasta el momento en que evolucionaron las primeras plantas terrestres vasculares y no vasculares, sin lugar a dudas observaríamos muchos tipos de «plantas-algas» intermedias junto con las plantas vasculares y las no vasculares. Las pruebas de este tipo de organismos intermedios ayudarían a clarificar la evolución vegetal, en particular porque todos estos organismos ya se han extinguido.


(a)


(b)


(c)

**Figura 20.1. Diversidad de Briófitos.**
Los Briófitos comprenden (**a**) hepáticas, (**b**) antoceros y (**c**) musgos.

## EVOLUCIÓN

### Turberas

Al estudiar los fósiles, podemos recopilar información para imaginarnos mejor el mundo cuando se produjo la evolución de los primeras plantas. Al tiempo que se adaptaban a su medio, estaban cambiándolo a medida que crecían y se reproducían. Al observar cómo los Briófitos vivos cambian el medio, podemos imaginar cómo debió de haber sido la Tierra cuando las plantas terrestres evolucionaron por primera vez.

En los medios de agua dulce, los Briófitos son comunes en las orillas de las lagunas y pueden, con el tiempo, cambiar el medio al ir acumulando biomasa. Por ejemplo, el musgo *Sphagnum* y otras plantas relacionadas suelen desarrollar lentamente una alfombra flotante, que cubre de forma gradual la superficie de una laguna. Poco a poco, la cubierta se vuelve lo suficientemente gruesa como para poder caminar sobre ella, así la laguna se convierte en una turbera movediza. Caminar sobre una turbera movediza es como caminar sobre una cama de agua cubierta por capas de gruesas sábanas. Con el tiempo, la laguna entera estará llena de esfagno muerto, con una capa viva en la parte superior.



El esfagno crece en la superficie de un estanque y lo convierte gradualmente en un pantano movedizo, que realmente se mueve cuando se camina o salta sobre el mismo. Con el tiempo, se convierte en un pantano sin agua libre.

A medida que nos acercamos a una típica turbera flotante, podemos observar una sucesión de tipos de vegetación, con árboles que dan paso a arbustos y, finalmente, a hierbas. Bajo todas estas plantas vasculares se encuentra el esfagno. Cerca del centro de la laguna, el esfagno está vivo, mientras que alrededor de la orilla y extendiéndose por encima del agua se encuentra una capa de esfagno parcialmente descompuesto, conocido como *turba*. Los primeros árboles crecen en turba más antigua, conocida como *turba fibrosa*. Finalmente, y más alejados de la turbera, los árboles crecen sobre humus negro, que es el producto final de la descomposición de *Sphagnum*. El esfagno crece gradualmente hasta cubrir la turbera.

Las turberas en las que el esfagno es el vegetal predominante son las frecuentes en zonas templadas, donde ocupan al menos un 1% de la superficie terrestre. Las turberas establecen fantásticas líneas de tiempo. Pueden extraerse muestras de un sondeo y las diversas capas pueden datarse con carbono y observarse para encontrar los diferentes tipos de polen y otras pruebas de organismos fosilizados.

Los Briófitos son considerados plantas no vasculares porque carecen de un sistema de transporte extensivo con xilema y floema, una carencia que restringe su tamaño y limita su distribución en la tierra firme. Se suele decir que no poseen raíces, tallos y hojas «verdaderos», pues estos términos se aplican tradicionalmente a los órganos de los esporófitos de las plantas vasculares (*véanse* los Capítulos 3 y 4) mientras que en los Briófitos, las estructuras que sirven de tallos y hojas se encuentran en los gametófitos. Dadas las similitudes entre los tallos vasculares y las hojas en cuanto a su función, y con frecuencia también en cuanto a su aspecto, los briólogos utilizan normalmente los términos *tallo* y *hojas*, una práctica que seguimos en este libro. Entre tanto, puesto que los Briófitos también tienen similitudes con las algas verdes, el cuerpo de un Briófito se denomina *talo*, término utilizado asimismo para describir el cuerpo de un alga, menos diferenciado que el de una planta vascular. Sin embargo, los Briófitos poseen claramente estructuras diferenciadas. En lugar de raíces, cuentan con **rizoides** que más que para la absorción sirven para el anclaje, pues la absorción se produce a través de cualquier porción de la planta que esté en contacto directo con el agua y los nutrientes. Muchos musgos poseen un sistema de transporte que consiste en células conductoras de agua, denominadas **hidroides**, y células conductoras de alimento, denominadas **leptoides**. En sus funciones de transporte, estas células son, de alguna manera, similares a las traqueidas y a los elementos de los tubos cribosos; aunque apenas proporcionan sostén estructural, porque sus paredes celulares son finas. Los hidroides se conocen colectiva-

mente como *hadroma*, y los leptoides, como *leptona*. Algunos Briófitos poseen estomas, por lo que son capaces de transpirar. Como veremos más adelante, los Briófitos también cuentan con notables mecanismos de reproducción.

## Los Briófitos poseen numerosos caracteres comunes a las algas verdes de la clase Charophyceae y a las plantas vasculares

Este texto mantiene la clasificación tradicional que ubica a las algas y a las plantas en reinos diferentes. Algunos botánicos han propuesto que las algas de la clase Charophyceae (Figura 20.2) deberían incluirse junto con las plantas en un nuevo reino, denominado Streptophyta. Otros han sugerido un nuevo reino, Viridiplantae, que incluyera todas las plantas y todas las algas verdes. Probablemente, este reino propuesto sea muy amplio, y quizás el mencionado reino Streptophyta podría tener más sentido. Hoy en día no nos resulta complicado decidir si un determinado organismo es un alga verde o una planta. Sin embargo, una visión de los organismos existentes en plena transición evolutiva podría haber aportado ejemplos de organismos que serían realmente difíciles de colocar categóricamente en un filo o en otro.



**Figura 20.2.** Las algas verdes dieron origen a los Briófitos.

*Chara* es un alga verde de características similares a las del alga que pudo haber sido el ancestro de los Briófitos. Sus hábitos de crecimiento son análogos a los de las plantas, aunque esto podría ser simplemente resultado de una evolución convergente.

No se sabe si los Briófitos y las plantas vasculares surgieron a partir de las mismas especies de algas verdes o a partir de especies diferentes, y los botánicos no han encontrado fósiles representativos de especies que tiendan un puente sobre el vacío evolutivo entre las algas verdes y las plantas. No obstante, son conscientes de las similitudes bioquímicas y estructurales únicas entre las algas verdes de la clase Charophyceae y las plantas en general, como pueden ser las siguientes:

- Las paredes celulares están compuestas principalmente de celulosa.
- Los husos mitóticos permanecen durante la citocinesis, que se produce a través de un fragmoplasto.
- El pigmento fitocromo está presente.
- Los cloroplastos contienen clorofila *a* y *b*, así como carotenoides.
- Los tilacoides están almacenados en sáculos.

Además de estos rasgos compartidos con algunas algas verdes, los Briófitos y las plantas vasculares poseen más similitudes como miembros del reino de las plantas. Muchas de estas características aseguran la supervivencia en la tierra, pues protegen a los gametos y a las esporas de la desecación. He aquí algunos ejemplos:

- Una capa de células estériles protege las estructuras que producen los gametos masculinos y femeninos.
- Un embrión pluricelular se encuentra protegido dentro del progenitor femenino.
- Un esporófito diploide pluricelular produce esporas mediante meiosis.
- Una capa de células estériles protege los esporangios pluricelulares.

En resumen, los Briófitos y otras plantas comparten algunas características celulares con las algas verdes de la clase Charophyceae, pero no con otros tipos de algas. Además, los Briófitos y las plantas vasculares poseen similitudes adicionales relativas a la supervivencia en la tierra. Con todo, las diferencias entre Briófitos y plantas vasculares indican que, aunque puedan tener ancestros comunes entre las algas verdes, la selección natural ha guiado su evolución a través de diferentes rutas.

## En los Briófitos, la alternancia de generaciones implica un gametófito dominante y un esporófito dependiente de él

Como sucede con todas las plantas, el ciclo vital sexual de los Briófitos implica la alternancia de generaciones entre un esporófito diploide y un gametófito haploide, en la que

una forma suele depender de la otra para su nutrición (*véase* el Capítulo 6). No obstante, los Briófitos difieren de las plantas vasculares en el tamaño relativo de los esporófitos y gametófitos. En las plantas vasculares, el esporófito es dominante, y el gametófito es independiente, en algunas especies, y dependiente del esporófito, en otras. Contrariamente, el gametófito es el dominante en los tres grupos de Briófitos, y el esporófito se encuentra unido al gametófito y depende de él para obtener el agua y nutrirse. Como ejemplo, la Figura 20.3 muestra una versión simplificada del ciclo vital de un musgo. Más adelante en este capítulo veremos con detalles los ciclos vitales de las hepáticas y los musgos.

En la mayoría de las especies de Briófitos, los gametófitos alcanzan una altura de un centímetro o menos. Estos

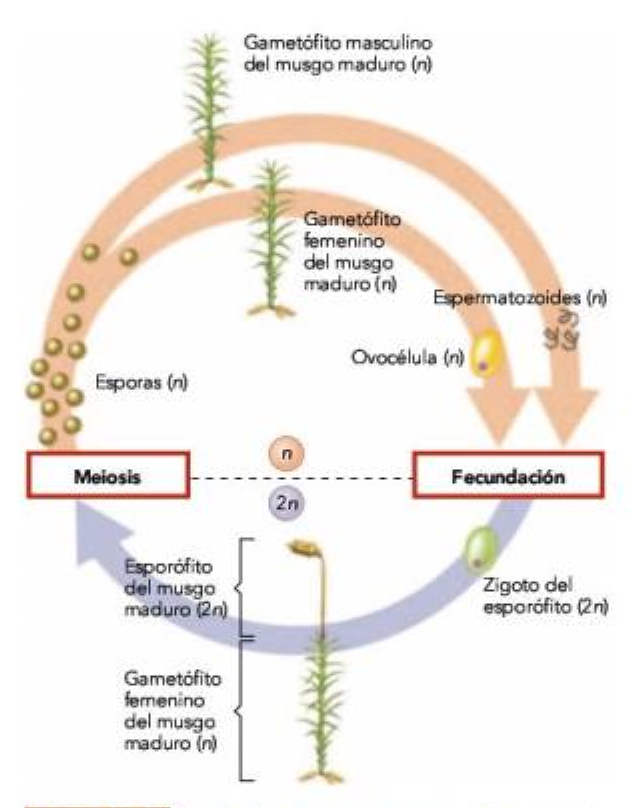



**Figura 20.3. Todas las plantas presentan alternancia de generaciones.**

Las generaciones que se ven son un esporófito diploide ($2n$) y un gametófito haploide ($n$). En los Briófitos, el gametófito es dominante, y el esporófito se encuentra unido al gametófito. El ejemplo que muestra este diagrama es de un musgo. En las plantas vasculares, el esporófito y el gametófito son plantas separadas, o el esporófito es dominante y el gametófito se encuentra unido al esporófito.

gametófitos poseen estructuras portadoras de gametos, conocidas como **gametangios**. Los gametangios masculinos, denominados **anteridios**, contienen espermatozoides producidos mediante mitosis. Los gametangios femeninos se denominan **arquegonios**, y cada uno de ellos contiene una ovocélula, también producida por mitosis. El arquegonio tiene forma de botella, con la ovocélula dentro de su base. Los espermatozoides de cada anteridio y la ovocélula de cada arquegonio están rodeados de una capa protectora de células estériles que no participan directamente en la reproducción. Muchas especies de Briófitos poseen gametófitos bisexuales, con anteridios y arquegonios, mientras que muchas otras poseen gametófitos femeninos y masculinos separados. En algunas especies de Briófitos, el sexo viene determinado por los cromosomas sexuales, como en el caso de muchos animales. En las plantas, los cromosomas sexuales fueron descubiertos por primera vez en los Briófitos.

Al igual que en otros tipos de plantas, los gametófitos y los esporófitos se alternan en la producción mutua, en la que los gametófitos dan lugar a un esporófito mediante el proceso de fecundación, y el esporófito da lugar a los gametófitos mediante meiosis (Figura 20.3). En los Briófitos, los gametófitos poseen características anatómicas que facilitan la fecundación, haciendo que las gotas de agua cargadas de espermatozoides caigan y se adhieran ocasionalmente a los arquegonios. La fecundación tiene lugar cuando el esperma liberado de un anteridio se une con la ovocélula en un arquegonio, produciendo el zigoto del esporófito. El esporófito se desarrolla dentro del arquegonio, donde recibe agua y la mayoría de los nutrientes del gametófito, y permanece unido durante la madurez. En la punta del esporófito maduro hay un esporangio, que produce esporas haploides mediante meiosis. Después de ser liberada por el esporangio, una espora cae al suelo y puede germinar para producir un **protonema** (del latín *proto*, «primero», y del griego *nema*, «hilo»), una estructura con forma de hilo que es más visible en los musgos. Un protonema da lugar a una yema o más, cada una de las cuales se convierte en un **gametófito**, un individuo que produce gametangios. Los gametófitos pueden ser foliosos o laminares (talosos).

Del mismo modo que otros vegetales, los Briófitos pueden también reproducirse asexualmente. Las hepáticas, los antoceros y los musgos pueden reproducirse mediante simple fragmentación, por la cual se rompen pedazos del vegetal (generalmente del gametófito) que establecen nuevos individuos. Numerosos gametófitos de hepáticas y musgos pueden también reproducirse asexualmente, gra-

cias a varias estructuras especializadas, denominadas *propágulos vegetativos*. Por ejemplo, las **gemas** (del latín *gemma*, «yema») son pequeños cuerpos pluricelulares que se convierten en nuevos gametófitos al separarse de la planta progenitora. Las gemas aparecen con mayor frecuencia en los márgenes de las hojas y tallos del gametófito, pero en algunas hepáticas, como las pertenecientes al género *Marchantia*, se forman en el interior de una estructura en forma de copa (Figura 20.4). Otro ejemplo de propágulos en las hepáticas y los musgos son los denominados *bulbillos*, que se separan de los gametófitos y se establecen como plantas independientes.

## Los Briófitos desempeñan un importante papel ecológico en muchos aspectos

Los Briófitos desempeñan un importante papel en la sucesión vegetal. Por ejemplo, los musgos suelen ser los primeros vegetales que colonizan las superficies y grietas de rocas, donde inician el proceso de descomposición que, en última instancia, da lugar al suelo. Sus rizoides segregan ácidos que disuelven gradualmente la roca, lo que deja pequeñas bolsas de suelo a las que las sucesivas generaciones de musgos añaden materia orgánica. Las semillas de otras plantas germinan en estas bolsas y establecen comunidades vegetales más complejas. Las plántulas de árboles comienzan a crecer en las grietas y pueden terminar por romper las rocas, a medida que las raíces se expanden.

Los Briófitos son también miembros importantes de las comunidades de vegetales epífito, que crecen en los árboles de las selvas tropicales y templadas. Estas comunidades también comprenden plantas con flores y plantas vasculares sin semillas, como los helechos. En todas las selvas, pero especialmente en las templadas, los Briófitos son contribuyentes fotosintéticos importantes para las comunidades de epífitos. Una razón por la que las selvas presentan tamaña diversidad de vida vegetal y animal es porque las abundantes precipitaciones sustentan una mayor fotosíntesis, y el bosque proporciona alimentos no sólo en la forma de hojas de árboles, sino también en forma de epífitos.

Los Briófitos son también miembros importantes de los ecosistemas de la tundra, donde sirven de alimento para los herbívoros, junto con los líquenes. No obstante, el conocido como musgo de los renos (*Cladonia rengiferina*), es en realidad un liquen.



**Figura 20.4.** **Las gemas son ejemplos de la reproducción asexual en los Briófitos.**

Las gemas discoidales de *Marchantia thallus* están contenidas en receptáculos en forma de copa, de aproximadamente 1 milímetro de diámetro. Las gotas de agua hacen caer las gemas al suelo adyacente, donde comienzan a crecer para convertirse en un nuevo gametófito.

## Muchas especies de Briófitos toleran las condiciones de sequía

Aunque la mayor parte de la variedad de especies de Briófitos vive en climas húmedos y cálidos, algunos pueden sobrevivir en medios secos, aparentemente hostiles, gracias a mecanismos que les permiten tolerar las sequías. Por ejemplo, cuando las condiciones se tornan secas, algunas hepáticas simplemente se enrollan adquiriendo una forma tubular, que protege del Sol la superficie del vegetal. Muchos musgos producen proyecciones con aspecto de pelos, denominadas *pelos hialinos*, en las puntas de sus hojas; crean una capa periférica que impide una excesiva pérdida de agua. Si se retiran estos pelos foliares con tijeras, la pérdida de agua asciende a un 33%.

Los musgos del género *Tortula* de Europa y el sur de Norteamérica son muy conocidos por su capacidad de sobrevivir durante años en estado seco. A las pocas horas de haber recibido algo de agua, estos musgos se rehidratan, se vuelven de color amarillo dorado o verde y comienzan de nuevo a realizar la fotosíntesis (Figura 20.5). Entre los musgos del género *Tortula*, otro secreto para sobrevivir a las sequías es que, a medida que el musgo se seca, produ-




**Figura 20.5.** **Un musgo que sobrevive a las sequías.** *Tortula rurali* es un tipo de musgo que habita en regiones con precipitaciones ocasionales. Durante los períodos secos, el vegetal parece totalmente seco y muerto. Sin embargo, a los pocos minutos de una lluvia, se rehidrata y recupera sus funciones al completo.

ce un tipo de ARNm que codifica para las proteínas que, posteriormente, ayudarán a reparar el daño celular extensivo provocado por la desecación. El ARNm puede estar protegido durante la desecación mediante su unión con una proteína. Los científicos barajan la posibilidad de insertar los genes que codifican para estas proteínas en plantas de cultivo, con el fin de mejorar su tolerancia a las sequías.

### Repaso de la sección

1. **Menciona varias de las características que comparten las plantas y las algas verdes.**
2. **¿Cuáles son las principales diferencias entre los Briófitos y las plantas vasculares?**
3. **Describe el ciclo vital de un Briófito común.**
4. **Indica algunos motivos por los que los Briófitos son importantes económicamente.**

## Hepáticas: filo Hepatophyta

De acuerdo con los datos de la secuencia de ARN, las hepáticas fueron, posiblemente, las primeras plantas terrestres y son las plantas vivas más estrechamente relacionados con las algas verdes. Una evidencia adicional que apoya esta hipótesis es el hecho que las hepáticas y las algas verdes carecen de fragmentos concretos de ADN, presentes en los antoceros, los musgos y las plantas vasculares.

De manera general, los gametófitos de las hepáticas se distinguen por ser más horizontales y más planos que los de la mayoría de los musgos. Muchos de ellos poseen hojas aciculares, mientras que las de las hepáticas, si las tienen, suelen ser finas y planas. Con todo, algunas hepáticas y algunos musgos son difíciles de diferenciar si no se es briólogo.

El nombre *hepáticas* refleja la creencia medieval en el uso medicinal de algunas de estas plantas con aspecto de hierbas. A tenor de la teoría de las signaturas (*véase* el Capítulo 16), el talo con forma de hígado de *Marchantia* era una «signatura», o signo característico, de que el vegetal era útil para el tratamiento de dolencias hepáticas o del hígado. El nombre científico del filo, Hepatophyta (del latín *hepaticus*, «hígado»), también alude a esta relación.

### Los gametófitos de las hepáticas pueden ser talosos o foliosos

Las hepáticas pueden dividirse en dos categorías fundamentales: talosas y foliosas (Figura 20.6). En las hepáticas talosas, el gametófito es una estructura plana y verde, que parece una lámina o un alga, de varios centímetros de ancho y, generalmente, de entre una y diez células de grosor. El talo crece horizontalmente, como resultado de la división y elongación de las células meristemáticas en la punta de cada rama. Las ramas se dividen para formar dos partes iguales, que crecen alejándose la una de la otra y formando un ángulo. En las hepáticas foliosas, el gametófito es más parecido a una planta, normalmente con tres hileras de hojas planas que tienen el grosor de una célula, en una estructura ramificada que forma una especie de alfombra. Una hilera de hojas se encuentra por lo general en la parte inferior del tallo. En contrapartida, las hojas de la mayoría de los musgos forman una espiral alrededor del tallo. Las hepáticas foliosas, que constituyen más del 80% de las especies conocidas de hepáticas, alcanzan su mayor diversidad en las regiones tropicales brumosas con abundantes precipitaciones. Algunas especies de hepáticas son acuáticas (Figura 20.7).

### El ciclo vital de una hepática pone de manifiesto la dominancia del gametófito

En las hepáticas, como en todos los Briófitos, el gametófito es dominante: la forma más fácilmente visible. La Figura 20.8 muestra el ciclo vital de las hepáticas talosas del gé-



(a)



(b)

**Figura 20.6.** **Diversidad de hepáticas.**

(a) Una hepática talosa (*Aneura orbiculata*). (b) Una hepática foliosa (*Plagiochila deltoidea*).

nero *Marchantia*, común en el Hemisferio Norte. Dado que la gran mayoría de hepáticas son foliosas y tropicales, *Marchantia* no puede ser citada como una hepática típica. Pese a ello, los textos suelen utilizarla como ejemplo de ciclo vital de una hepática, pues los briólogos saben más acerca de sus estructuras; en parte, porque las especies de *Marchantia* son relativamente mayores que el grueso de las otras especies de hepáticas. El talo lobulado del gametófito puede cubrir cerca de una décima parte de un metro cuadrado, obteniendo nutrientes minerales de los rizoides unicelulares que penetran en el suelo. *Marchantia* crece mejor en lugares fríos y húmedos, donde la luz es difusa, y forman colonias que cubren el suelo forestal a modo de alfombra.

Los gametófitos de *Marchantia* son más llamativos que los de la mayoría de las hepáticas, pues presentan gametangióforos que parecen árboles diminutos que elevan los anteridios y arquegonios cerca de un centímetro del talo del gametófito (Figura 20.8). Otras hepáticas, no tienen los gametangióforos. Mientras que muchas hepáticas poseen gametófitos bisexuales, *Marchantia* posee gametófitos masculinos y femeninos. Como en todos los Briófitos, la fecundación precisa de agua libre para que el espermatozoide pueda nadar hasta la ovocélula. Para facilitar este

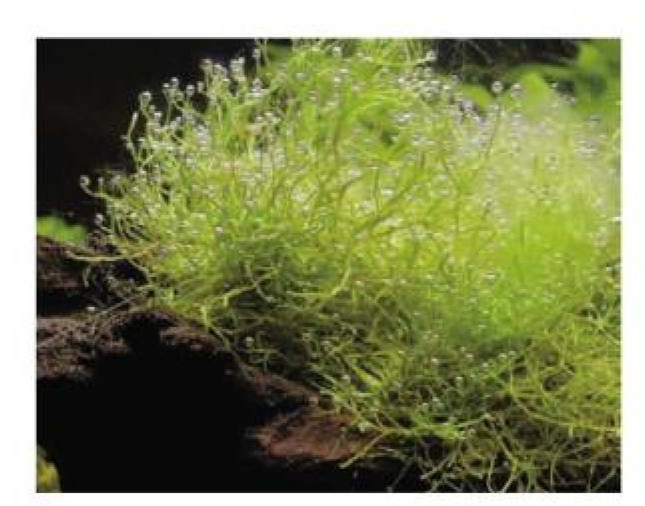




**Figura 20.7.** **Las hepáticas acuáticas se han convertido en populares plantas de acuario.**

Las hepáticas acuáticas, como *Riccia*, permiten la vida en un acuario, pues liberan oxígeno hacia el agua y proporcionan refugios para los peces pequeños. Las plantas pueden flotar o estar ancladas al fondo.

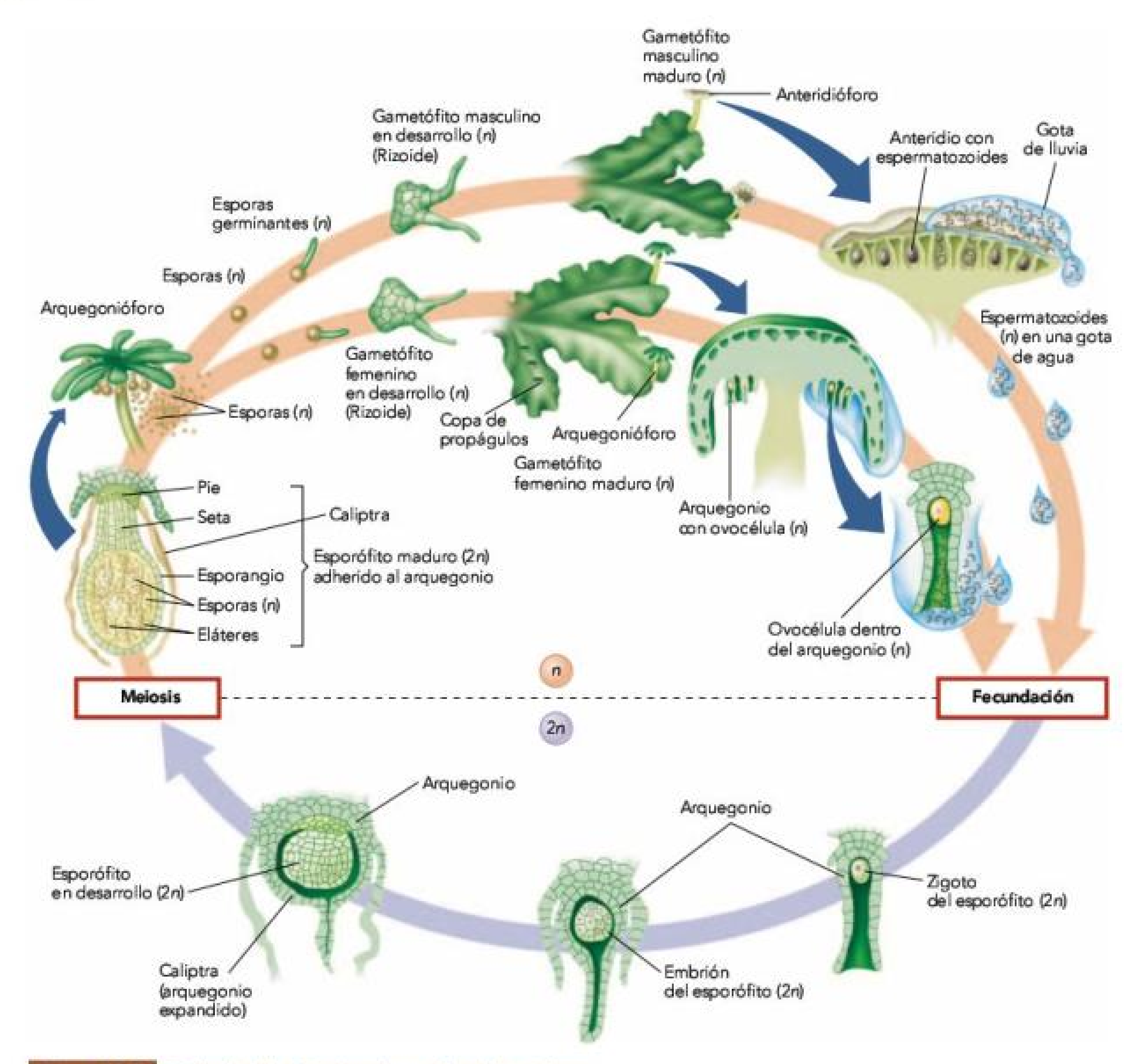



**Figura 20.8.** Ciclo vital de *Marchantia*, una hepática talosa.

proceso, los **anteridióforos** (los gametangióforos de los gametófitos masculinos) tienen la parte superior en forma de disco, donde están fijados los anteridios. Esta parte superior sirve como copa, allí caen las gotas de lluvia o el agua que gotea de otros vegetales. Cuando las gotas caen en cada anteridióforo, unas células especiales entre los anteridios absorben el agua y se expanden, presionando los mismos. Tal presión hace que los anteridios se abran y liberen los espermatozoides, que luego son transportados en las gotas hasta la superficie del talo del gametófito. Entre tanto, los arquegonios cuelgan como lóbulos por la parte inferior de los gametangióforos femeninos, con forma de paraguas, conocidos como **arquegonióforos**. Si una gota llena de espermatozoides cae en un arquegonio colgante abierto, parte del agua permanece adherida, lo que permite al espermatozoide nadar hasta la ovocélula.

Mientras que los gametófitos de *Marchantia* poseen gametangióforos que son visibles con mayor facilidad que en otras hepáticas, el esporófito de *Marchantia* es relativamente poco visible, como los de la mayoría de las hepáticas. El zigoto del esporófito se desarrolla en el interior del arquegonio, y el arquegonio se alarga para formar una **caliptra** protectora, una estructura fina, parecida a una caperuza, que en un principio cubre el esporófito por completo (Figura 20.8). El esporófito típico de una hepática consta de tres partes: un pie, un tallo y un esporangio. El pie se adhiere al arquegonio, lo que permite al esporófito absorber agua y nutrientes del gametófito. El tallo del esporófito, denominado **seta**, conecta el pie con el esporangio y en las hepáticas suele ser corto. El esporangio contiene entre cientos y miles de esporas producidas por meiosis. Cuando el esporangio se abre, unas células alargadas, denominadas **eláteres**, se tuercen y deshidratan, con el fin de dispersar las esporas.

### Repaso de la sección

1. **Describe los dos tipos de gametófitos de las hepáticas.**
2. **Describe cómo los esporófitos y gametófitos de las hepáticas se producen mutuamente.**
3. **¿Cómo obtienen los gametófitos y esporófitos de las hepáticas los nutrientes y el agua?**

## Antoceros: filo Anthocerophyta

Los esporófitos llamativos, en forma de cuerno, son lo que fundamentalmente distingue a los antoceros o antocerotas del resto de los Briófitos, y lo que les da su nombre vulgar y el nombre del filo, Anthocerophyta (del griego *keras*, «cuerno») (Figura 20.1b). El esporófito de los antoceros, así como el de los musgos, posee estomas con células oclusivas, estructuras ausentes en las hepáticas.

Los gametófitos de los antoceros son algo similares a los de las hepáticas, en tanto crecen más horizontalmente que verticalmente, en contraste con los gametófitos típicos de los musgos. El gametófito de un antocero suele tener forma de lámina rizada, redonda y verde, de unos centímetros de anchura, con el borde hacia arriba y fruncido. En algunas especies, las bacterias fijadoras de nitrógeno habitan en las cavidades internas de los gametófitos. En esta asociación mutualista, las bacterias aportan el fertilizante nitrógeno al antocero, el cual facilita a su vez un hogar a las bacterias.

### El ciclo vital de un antocero presenta un esporófito en forma de cuerno

En el ciclo vital de un antocero típico, el gametófito forma anteridios a partir de una capa interna de células. En la madurez, los anteridios se vuelven visibles cuando sus células estériles se secan y se abren. Los arquegonios surgen de células superficiales del gametófito y además se rodean de células negativas del propio talo. El arquegonio tiene un cuello muy reducido, apenas distinguible.

La fecundación da lugar a un zigoto, que se convierte en un esporófito característico con «cuerno», el cual puede sobresalir varios centímetros sobre la superficie del gametófito. En la base del esporófito se localiza el pie, que lo ancla al gametófito. Toda el agua y los minerales, así como algunos alimentos, que necesita el esporófito se absorben del gametófito a través del pie. Justo por encima del pie se encuentra el meristema que alarga el esporófito. De esta manera, el esporófito del antocero crece desde su base y no desde su ápice, algo inusual en las plantas. El esporófito sigue siendo fotosintético, como también sucede en la mayoría de hepáticas, pero no en la mayoría de los musgos.

El esporangio comienza sobre el pie y el meristemo, y se extiende hasta la punta del cuerno. Una sección transversal revela un cilindro central de tejido estéril que se encuentra rodeado por una capa en la que tiene lugar la meiosis, y, a continuación, otro cilindro de tejido estéril. El esporangio produce esporas por toda su longitud. Las esporas del ápice del esporófito maduran y son liberadas, mientras que el tejido hacia la base todavía está experimentando meiosis. La liberación de esporas se parece a cuando pelamos un plátano, porque el esporangio comienza a abrirse por la parte superior.

### La historia evolutiva de los antoceros, así como la de otros Briófitos, es objeto de debate

Los antoceros evolucionaron a partir del mismo grupo de algas ancestrales que otras plantas, aunque el hecho de si divergieron hacia un grupo distinto antes o después que las hepáticas es objeto de debate. Según las pruebas moleculares, la evolución de los antoceros a partir de las algas verdes se produjo hace unos 700 millones de años, aunque los fósiles de más de 400 millones de años están por encontrar. Los problemas para descifrar la evolución de los antoceros son similares a los de todos los grupos vegetales: manifiestan las dificultades de interpretación de las

pruebas presentadas por los sistemáticos moleculares y por los **paleobotánicos**, científicos que estudian los fósiles vegetales.

Un problema es que los organismos puente de los filos de algas y que dieron origen a los filos de Briófitos y de plantas vasculares están extintos en su totalidad, además probablemente fueran de varios tipos diferentes, al menos, en especie, género y familia. En algunos escenarios evolutivos para los animales, las pruebas moleculares y fósiles coinciden en fechas aproximadas, pero no es el caso aún de la evolución vegetal. Los 300 millones que separan las fechas fósiles y moleculares deben rellenarse con descubrimientos de fósiles más antiguos o con cálculos moleculares, que rebajen la antigüedad estimada de este origen.

Otra dificultad es que todas las plantas poseen rasgos que los vinculan estrechamente con las algas verdes, pero algunos rasgos pueden ser únicos para determinados grupos vegetales. Por ejemplo, la mayoría de los antoceros poseen células con un gran cloroplasto que contiene un **pirenoide**, una región con depósitos de almidón resultantes de la fotosíntesis. Los antoceros son las únicas plantas que comparten esta característica con las algas, en particular, con las algas verdes de la clase Coleochaetes, en el filo Chlorophyta. En consecuencia, algunos paleobotánicos manejan la hipótesis de que la mayoría de los antoceros evolucionaron a partir de un grupo diferente de algas verdes que otros Briófitos, o que han mantenido caracteres primitivos que los vinculan con las algas verdes. Varios grupos de plantas primitivas pueden haber surgido en más de un lugar geográfico, derivados de grupos de algas relacionadas, pero no idénticas.

También ha motivado discusión la relación evolutiva entre los antoceros y una planta vascular extinta, denominada *Horneophyton lignieri*, conocida a partir de fósiles que datan de hace unos 400 millones de años (Figura 20.9). Los fósiles muestran una planta vascular que alcanzaba 20 cm de altura y poseía un esporófito en forma de tallo ramificado, con esporangios terminales parecidos a los esporófitos de los antoceros. No se sabe si *Horneophyton* dio origen a los antoceros modernos o si está emparentada con un ancestro común. El supuesto gametófito de *Horneophyton* es un fósil distinto, identificado como *Langiophyton mackiei*. Dado que el esporófito y el gametófito de *Horneophyton* están unidos, derivar los antoceros vivos de estas plantas fósiles conlleva un supuesto teórico: por ejemplo, que el gametófito de *Horneophyton* se encontraba originalmente unido al esporófitos mismo. El dilema de clasificación de *Horneophyton* es un buen ejemplo de las dificultades para trazar el linaje evolutivo de un vegetal fósil con sus parientes vivos, si es que los hay. El registro fósil revela pruebas de la estructura y la forma, tal vez de sólo una parte de la planta. Luego los vínculos evolutivos son el resultado de las interpretaciones de los científicos.

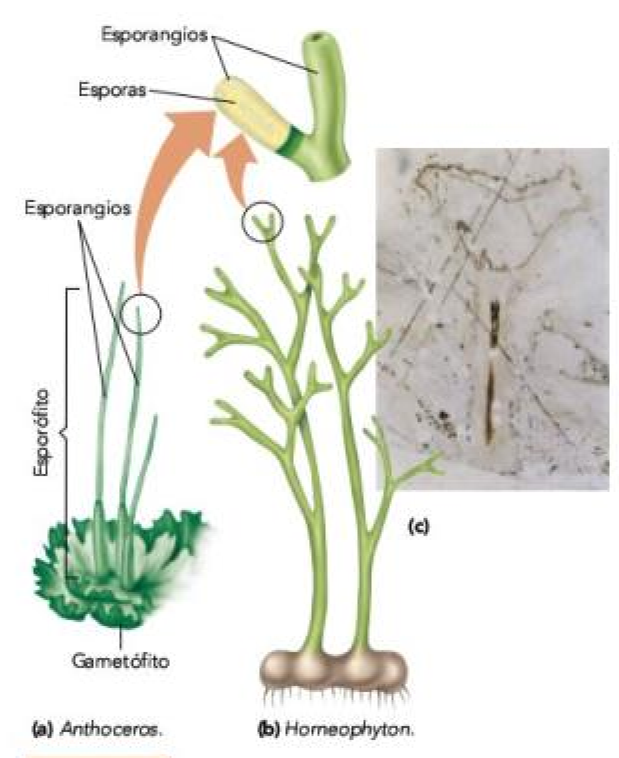



**Figura 20.9. Antoceros y *Horneophyton*: ¿una relación evolutiva?**

Los antoceros son similares a una primitiva planta vascular, la extinta *Horneophyton*, que surgió hace unos 400 millones de años. Ambos tipos de vegetales poseen esporangios en forma de tallos, lo que despierta las hipótesis de que bien *Horneophyton* tenía sus orígenes en los antoceros, bien los antoceros evolucionaron a partir de *Horneophyton*. Las pruebas fósiles actuales son inconclusas. (**a**) Un antocero vivo del género *Anthoceros*. (**b**) Una reconstrucción de *Horneophyton* a partir de las pruebas fósiles. (**c**) Una sección transversal de un esporangio fosilizado de *Horneophyton*, que muestra las similitudes generales con los esporófitos de los antoceros.

## Repaso de la sección

1. **Describe el esporófito y el gametófito de un antocero.**
2. **Compara los antoceros con las hepáticas.**
3. **¿Por qué existe un debate sobre la evolución de los antoceros y otras plantas?**

## Musgos: filo Bryophyta

Como hemos visto, el término *Briófitos* no se aplica solamente al filo Bryophyta, sino que es una referencia más amplia para *todas* las plantas no vasculares: hepáticas, antoceros y musgos. Por el contrario, el filo Bryophyta engloba sólo a aquellos Briófitos científicamente clasificados como musgos. El uso común de la palabra *musgo* puede ser confuso en algunos paises (de habla inglesa), pues con frecuencia se refiere a los vegetales y algas que se parecen a los musgos, aunque no son miembros del filo Bryophyta o cualquier otro grupo de Briófitos. Por ejemplo, el musgo irlandés es en realidad un alga; el musgo español es una planta con flores, y el licopodio es una planta vascular sin semillas. Además, los líquenes suelen ser referidos como *musgos*, aunque sean una asociación simbiótica entre un hongo y un alga. Comparados con otros Briófitos, los musgos son notoriamente menos «foliosos» y menos talosos, en apariencia, y los gametófitos suelen ser verticales.

Como otros Briófitos, los musgos tienden a crecer de manera más abundante y con la más amplia variedad de especies en regiones lluviosas y forestales, así como en humedales. Con todo, algunas especies crecen en desiertos y en rocas expuestas relativamente secas, donde generalmente habitan en la cara norte, que están menos expuestos al sol y reciben las ocasionales tormentas de lluvia. Unas pocas especies son acuáticas, y algunas viven incluso en el fondo de profundos lagos de agua dulce, como el Lago Tahoe en la frontera de California y Nevada, donde se han encontrado musgos a profundidades de 150 metros.

### Existen tres clases principales de musgos

Los musgos comprenden tres clases principales. La clase Sphagnopsida (también conocida como Sphagnidae) contiene 150 especies de musgos de turba, que son particularmente importantes para el uso humano, como vimos en la introducción de este capítulo. La clase Andreaeopsida (también denominada Andreaeidae) acoge 100 especies de andreidas o musgos del granito. La clase Bryopsida (también conocida como Bryidae) recoge más de 9.000 especies e incluye los tipos más conocidos de musgos, pues muchos de ellos son parte importante del paisaje. Como los musgos de la clase Bryopsida son los más conocidos, se les dice informalmente «musgos verdaderos».

La clase Sphagnopsida sólo incluye el género *Sphagnum*, conocido como *esfagno* o *musgo de turba*, uno de los géneros de musgos más extendidos (Figura 20.10). *Sphagnum* posee un protonema en forma de lámina, en lugar de la típica forma de hilo característica de la mayoría de los Briófitos. La lámina es una capa de una célula de grosor y crece, mediante división celular, por su extremo externo. Poco a poco, las yemas que cuentan con meristemo apical se desarrollan a partir de células a lo largo del margen de




**Figura 20.10.** **El musgo *Sphagnum* retiene tanta agua porque sus hojas se componen básicamente de células muertas que pueden absorber agua.**

(**a**) Aspecto del musgo *Sphagnum*. (**b**) Microfotografía en detalle de una hoja que muestra las pequeñas células fotosintéticas y las grandes células no fotosintéticas.

la lámina. Las hojas de *Sphagnum* contienen grupos de grandes células muertas rodeadas de finas células vivas. Las células muertas poseen paredes engrosadas, que justifican la notable capacidad del musgo para retener agua. Los esporófitos de *Sphagnum* no presentan seta. Contrariamente, los esporangios esféricos están adheridos a tallos que son en realidad parte del gametófito.

Los miembros de la clase Andreaeopsida se denominan *andreidas, musgos del granito* o *musgos de roca*, porque algunas especies habitan en rocas, generalmente a grandes altitudes (Figura 20.11). Otras especies también viven en los suelos de regiones frías y templadas. Los musgos del granito, cuyo color característico es un verde negruzco, son, con frecuencia, la única vida vegetal que se encuentra en los micromedios secos, ventosos y fríos de montaña; donde viven no sólo en las rocas, sino también en la nieve y en el hielo. En los glaciares de Kenia, Islandia y Noruega, los musgos del granito forman unas «bolas de musgo» o almohadillas redondas que crecen radialmente, por todos los lados, y ruedan por el glaciar cuando sopla el viento. Una característica única de los musgos del granito es la formación de cuatro fisuras en el esporangio. En condiciones secas, el esporangio se encoge lo suficiente como para que estas fisuras se abran, lo que permite que las esporas se dispersen con el viento.



**Figura 20.11.** Musgos del granito o de roca. (*Grimmia laevigata*).

Los patrones de crecimiento de los musgos de la clase Bryopsida varían considerablemente con la especie y el medio (Figura 20.11 y 20.12). En las áreas donde la desecación es un problema, las especies tienden a economizar en altura y a crecer en grupos compactos, con los gametófitos muy juntos, reduciendo así la superficie de exposición y limitando la pérdida de agua. En las zonas donde la humedad es la apropiada, los musgos pueden seguir creciendo en grupos, aunque con los gametófitos más vistosos y separados. En las selvas y otras áreas muy húmedas, los gametófitos suelen ser mayores y colgantes, suspendidos de rocas o de ramas de árboles; esto hace que resulten en ocasiones más parecidos a los helechos que a los propios musgos. Muchos musgos viven en rocas y en el suelo, pero la mayoría de las especies tropicales son epífitos que viven en los árboles. Otros permanecen como protonemas y parecen algas filamentosas. Algunos crecen durante todo el año, pero otros son estacionales; éstos se vuelven marrones y parecen muertos durante los períodos secos, pero se rehidratan y recuperan un verde intenso tras la lluvia. Algunos son sensibles indicadores de la contaminación, mientras que otros se manejan bien en ciudades contaminadas. Unas pocas especies crecen sólo en suelos enriquecidos con algún mineral, y algunas acumulan iones de metales pesados o radioactivos. El musgo del estiércol, *Splachnum*, genera un olor que atrae a las moscas, y las esporas utilizan las moscas como vehículos para encontrar estiércol nuevo sobre el que crecer (*véase* el cuadro *El fascinante mundo de las plantas* en la página siguiente).

## El ciclo vital de *Polytrichum* muestra las características típicas de los musgos

Un ejemplo del ciclo vital de un musgo típico es el del género *Polytrichum* de la clase Bryopsida (Figura 20.13). Cuando observamos una alfombra de musgo, vemos prin-







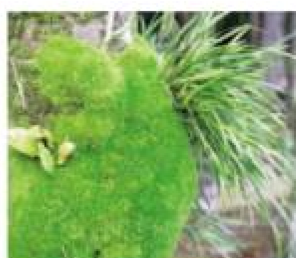


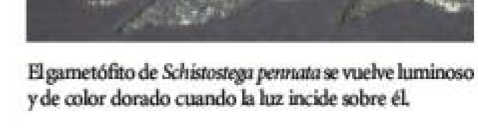
**Figura 20.12.** Hábitos de crecimiento de los musgos.



EL FASCINANTE MUNDO DE LAS PLANTAS

## Musgos atípicos

Los briólogos continúan descubriendo nuevas especies de Briófitos, como algunos musgos inusuales, en diversos hábitats. *Scopelophila cataractae* y varias especies del género *Mielichhoferia* se conocen como musgos del cobre, porque crecen en suelos con un alto nivel de cobre. Algunas de estas especies necesitan una elevada concentración de iones de cobre, mientras que otras los rechazan. Estos musgos se encuentran en la naturaleza en suelos que contienen cobre, e incluso bajo los canalones de los techos de cobre de los templos budistas. Algunas especies absorben otros metales pesados además del cobre. Los musgos del cobre pueden desempeñar un papel directo en la restauración de suelos contaminados; los científicos están estudiando sus genes en un intento de producir otros tipos de plantas resistentes a los metales.



El gametófito de *Schistostega pennata* se vuelve luminoso y de color dorado cuando la luz incide sobre él.

El musgo *Schistostega pennata*, conocido como *musgo luminoso*, vive en oscuros salientes o en bocas de cuevas. Los protonemas y talos de este musgo producen un brillo reflectante verde-dorado, que los espeleólogos distinguen con frecuencia. La forma esférica de sus células provoca el reflejo, que podría ser una adaptación para reflejar la luz (del Sol o de las linternas) de una célula a otra para un uso eficiente de la energía.

cipalmente los gametófitos foliosos, que suelen vivir durante muchos años y por lo general pueden sobrevivir a los períodos de sequía. Cada gametófito se origina a partir de una espora que germina para convertirse en un protonema, que pronto desarrolla una o más yemas. A continuación, cada yema da origen a la parte foliosa del gametófito. Según la especie de musgo, la parte superior de un gametófito puede producir anteridios, arquegonios, o ambos. Cada anteridio contiene muchos espermatozoides rodeados de células estériles, y cada arquegonio produce una ovocélula, situado en su base.

Cuando hay presente una película de agua, puede tener lugar la fecundación. El zigoto se desarrolla en el arquegonio, convirtiéndose en un esporófito unido al gametófito y compuesto por un pie, una seta y un esporangio. Si miramos un musgo con detenimiento, podremos ver las setas de los esporófitos (los diminutos tallos que sobresalen por encima de la «alfombra» gametofítica). No obstante, si no hay la suficiente humedad, el musgo no producirá esporófitos. En casos extremos, pueden pasar muchos años sin formación del esporófito. Un raro musgo, encontrado recientemente, en unas viejas paredes de caliza al noroeste de Inglaterra, produjo esporas tras un lapso de 130 años.

Generalmente, el esporófito de un musgo es fotosintético al principio de su desarrollo, pero luego se vuelve marrón y depende del gametófito para su nutrición durante las últimas fases de desarrollo. El pie en la base de la seta se introduce en el gametófito y absorbe alimento. La meiosis se produce en la cápsula del esporangio, y las esporas son liberadas cuando el **opérculo**, la tapa del esporangio, se cae después de que un anillo de células en su base se seque. Alrededor de la apertura expuesta del esporangio se localizan una o más filas de «dientes», conocidas como **peristoma** (del griego *peri*, «alrededor», y *stoma*, «boca»). Estos dientes se curvan en condiciones secas y se estiran en condiciones de humedad, abriendo y cerrando el esporangio y dispersando gradualmente entre cientos y miles de esporas, transportadas por el viento. En *Sphagnum* y algunos miembros de la clase Bryopsida, el opérculo se revienta en una descarga explosiva de esporas. La causa de esta explosión es que el esporangio se encoge hasta alcanzar un cuarto de su tamaño original sin liberación alguna de la presión del aire.

### Repaso de la sección

1. **¿Por qué la estructura de *Sphagnum* le permite retener agua?**
2. **¿Dónde suelen aparecer típicamente los musgos del granito? ¿Qué tipo de adaptaciones son necesarias para el lugar donde viven?**
3. **Describe los diferentes patrones de crecimiento en los musgos de la clase Bryopsida.**
4. **Describe el ciclo vital de un musgo común.**

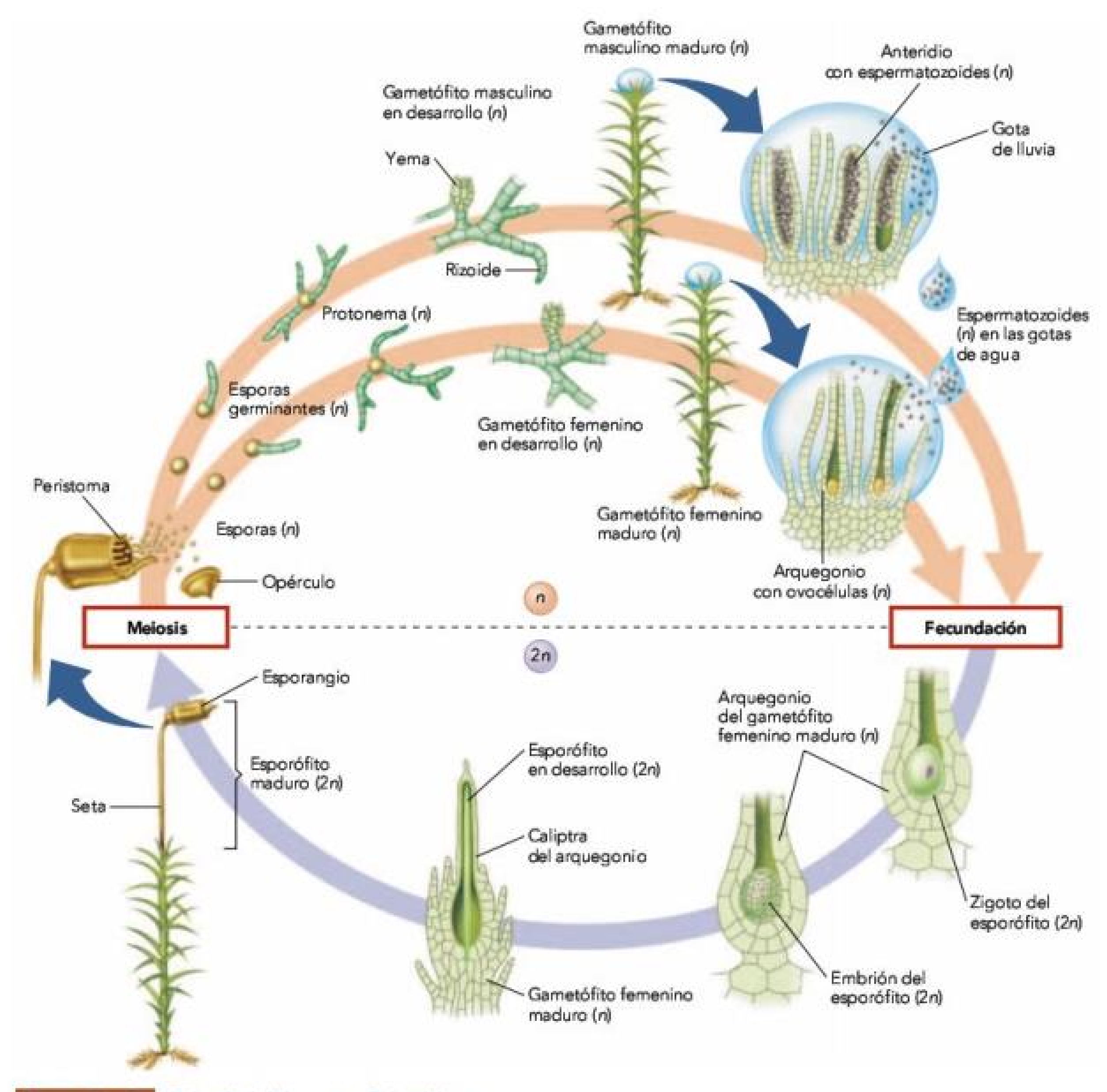



**Figura 20.13.** Ciclo vital del musgo *Polytrichum*.

## RESUMEN

### Introducción a los Briófitos

**Los Briófitos se encontraban entre las primeras plantas terrestres (págs. 483-485)**

Los Briófitos evolucionaron a partir de las algas verdes hace unos 450 millones de años. Los primeros fósiles de Briófitos datan de hace 360 millones de años. Los Briófitos se consideran plantas no vasculares, pues las plantas vasculares poseen esporófitos con raíz, tallo y hojas. No obstante, los gametófitos de los Briófitos poseen estructuras que funcionan como tallos y hojas, así como rizoides que sirven principalmente para el anclaje.



**Los Briófitos poseen numerosos aspectos comunes a las algas verdes de la clase Charophyceae y a las plantas vasculares (pág. 485)**
Todas las plantas comparten ciertos rasgos con las algas verdes de la clase Charophyceae, como la celulosa y los cloroplastos. Los Briófitos y las plantas vasculares comparten además rasgos que fomentan la supervivencia en la tierra, como estructuras que protegen las esporas y los gametos de la desecación.

**En los Briófitos, la alternancia de generaciones implica un gametófito dominante y un esporófito dependiente de él (págs. 485-487)**
Las plantas vasculares poseen sin embargo un esporófito dominante. Los gametófitos de los Briófitos poseen anteridios, que contienen espermatozoides y arquegonios, que contienen ovocélulas. Muchos Briófitos se reproducen asexualmente mediante fragmentación o producción de propágulos.

**Los Briófitos desempeñan un importante papel ecológico en muchos aspectos (pág. 487)**
Los musgos son ejemplos de cómo los Briófitos desempeñan un papel clave en la sucesión vegetal, al ayudar a descomponer las rocas en suelo. Los Briófitos contribuyen a la fotosíntesis en las comunidades de epífitos de las selvas.

**Muchas especies de Briófitos toleran las condiciones de sequía (pág. 487-488)**
Algunas hepáticas pueden enrollarse para minimizar la exposición al sol. Los pelos foliares de muchos musgos limitan la pérdida de agua. La producción de tipos de ARN especiales puede ayudar a algunos musgos a reparar el daño de la desecación.

## Hepáticas: filo Hepatophyta

Las pruebas de ARN y ADN indican que las hepáticas podrían ser las primeras plantas terrestres.

**Los gametófitos de las hepáticas pueden ser talosos o foliosos (pág. 488)**
Los gametófitos de las hepáticas talosas son vegetales aplanados, verdes, generalmente con apariencia de lámina o de alga. Cerca de tres cuartos de las especies de hepáticas son foliosas y suelen presentar tres hileras de hojas planas.

**El ciclo vital de una hepática pone de manifiesto la dominancia del gametófito (págs. 488-491)**
El ciclo vital de la hepática talosa *Marchantia* muestra un gametófito lobulado, que produce anteridióforos y arquegonióforos. El zigoto se desarrolla en el arquegonio y se convierte en un esporófito pequeño, consistente en un pie, una seta y un esporangio.

## Antoceros: filo Anthocerophyta

**El ciclo vital de un antocero presenta un esporófito en forma de cuerno (pág. 491)**
El esporófito crece desde su base, a través de un meristemo por encima del pie, y se rompe desde la parte superior en sentido descendente, para liberar esporas.

**La historia evolutiva de los antoceros, así como la de otros Briófitos, es objeto de debate (págs. 491-492)**
Las pruebas moleculares sitúan los orígenes de los antoceros hace unos 700 millones de años, pero el registro fósil actual se extiende sólo a 400 millones de años. El registro fósil incompleto hace difícil determinar las relaciones evolutivas entre los antoceros y otras plantas.

## Musgos: filo Bryophyta

Mientras que el término *Briófitos* se refiere de manera informal a todas las plantas no vasculares, el filo Bryophyta es la clasificación científica de los musgos. Al igual que otros Briófitos, los musgos son más diversos en medios húmedos, pero algunas especies sobreviven en medios áridos.

**Existen tres clases principales de musgos (págs. 493-494)**
La clase Sphagnopsida engloba únicamente musgos del género *Sphagnum*, que poseen protonemas con aspecto de láminas. La clase Andreaeopsida comprende los musgos del granito, que son de color verde negruzco y viven en regiones frías y templadas, también en las rocas a grandes altitudes. La mayoría de los musgos se incluyen en la clase Bryopsida, un grupo diverso compuesto por las especies más conocidas, a menudo denominadas «musgos verdaderos». Los patrones de crecimiento de Bryopsida son: compactos, agrupados laxos y colgantes (suspendidos de rocas o ramas).

**El ciclo vital de *Polytrichum* muestra las características típicas de los musgos (págs. 494-495)**
El esporangio puede sobresalir varios centímetros por encima del gametófito. Las esporas germinan en los protonemas que producen gametófitos. En el esporófito de *Polytrichum*, el opérculo (la tapa del esporangio) se cae, lo que deja expuesto al peristoma, que libera gradualmente las esporas.

## Cuestiones de repaso

1. Compara y contrasta los Briófitos y las plantas vasculares.
2. ¿En qué se parecen los Briófitos y las algas verdes? ¿En qué se diferencian?
3. ¿Por qué es difícil definir los orígenes de las plantas?
4. Distingue entre un esporangio, un anteridio y un arquegonio.
5. Explica cómo pueden reproducirse asexualmente los Briófitos.

6. ¿Cómo puedes determinar si un Briófito concreto es una hepática, un antocero o un musgo?
7. Enumera algunas razones por las que los Briófitos son económicamente relevantes.
8. Compara y contrasta los ciclos vitales sexuales de una hepática y un musgo común.
9. Explica la diferencia entre el término *briófito* y el filo Bryophyta.
10. Distingue entre las tres clases de musgos.
11. Explica la importancia ecológica de los Briófitos.
12. Aporta algunos ejemplos que desafíen la noción de que los Briófitos son plantas «simples».

## Cuestiones para reflexionar y debatir

1. Idea un experimento para probar si los musgos producen compuestos que impiden la descomposición de la materia orgánica.
2. ¿Qué pruebas tenemos de que el sistema conductor en los musgos es menos eficaz que el de las plantas vasculares? ¿Por qué crees que es menos eficaz?
3. Si la gravedad de la Tierra fuera sólo de un 10% de su valor actual, ¿de qué forma crees que habría variado la evolución vegetal?
4. ¿Por qué crees que los Briófitos no han formado una asociación similar a la de los líquenes con células fúngicas?
5. Mediante dibujos con leyendas, compara y contrasta las fases del esporófito de musgos, hepáticas y antoceros.

## Conexión evolutiva

¿Qué características adaptativas de los Briófitos fueron, con mayor probabilidad, esenciales para que estos vegetales tuvieran éxito como epífitos en ambientes húmedos como las selvas tropicales?

## Para saber más

Conard, Henry S. *How to Know the Mosses and Liverworts*. Nueva York: McGraw-Hill, 1979. Una útil guía de identificación.

Malcolm, Bill, Nancy Malcolm y W. Malcolm. *Mosses and Other Bryophytes: An Illustrated Glossary*. Portland: Timber Press, 2000. Un diccionario ilustrado sobre musgos.

Schenk, George. *Moss Gardening: Including Lichens, Liverworts, and Other Miniatures*. Portland: Timber Press, 1997. Una visión de la jardinería de Briófitos en Japón, Norteamérica y Europa.

Shaw, A. Jonathan y Bernard Goffinet, eds. *Bryophyte Biology*. Cambridge: Cambridge University Press, 2001. Una fuente para conocer las recientes clasificaciones y de información sobre avances como la datación molecular.

Volkmar Wirth, Ruprecht Düll, Xavier Llimona, Rosa María Ros y Olaf Werner. *Guía de campo de los líquenes, musgsy hepáticas*. Barcelona: Ediciones Omega, 2004. Una interesante guía fotográfica para reconocer 288 espécies de líquenes y 226 de Briófitos de España y Europa.

# 21

# Plantas vasculares sin semillas



Helechos arborescentes (*Cyathea smithii*), Nueva Zelanda.

## Evolución de las plantas vasculares sin semillas

Las plantas vasculares sin semillas dominaban el paisaje hace unos 350 millones de años

Las plantas terrestres surgieron a partir de las algas verdes de la clase Charophyceae

Tres filos de plantas vasculares extintas aparecen en el registro fósil que parte desde hace 430 millones de años

En las plantas vasculares sin semillas, la alternancia de generaciones implica gametófitos y esporófitos independientes

## Tipos de plantas vasculares sin semillas existentes

Las psilotáceas integran la mayoría de los miembros vivos del filo Psilotophyta

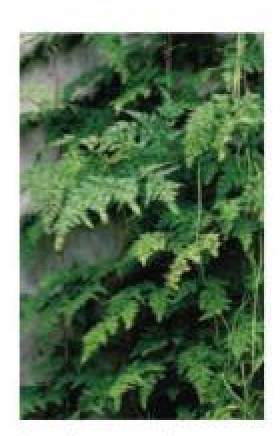
Los miembros vivos del filo Lycophyta incluyen licopodios, selaginelas e isoetes

Los equisetos o colas de caballo representan los miembros vivos del filo Sphenophyta

El filo Pteridophyta está formado por los helechos, el mayor grupo de plantas vasculares sin semillas

En 1851, en el transcurso de sus estudios de Botánica cerca de Concord, Massachusetts, Henry David Thoreau, autor de *Walden*, descubrió un extraño helecho trepador nativo, *Lygodium palmatum*. «Es un helecho de lo más esbelto y delicado», escribió, «enredándose como [una] parra alrededor de las dulces andrómedas racimosas y varas de oro de la pradera, etc., con una altura de un metro o más, y difícil de distinguir... Es nuestro más bello helecho, y es ideal para coronas y guirnaldas. Es único».

En los últimos años, dos parientes exóticos del helecho de Thoreau han planteado un serio problema ecológico en algunas regiones del sur de Estados Unidos, especialmente en Florida. El helecho trepador *Lygodium microphyllum*, originario de ciertas zonas del sur de Asia y Australia, y el helecho trepador japonés *Lygodium japonicum* se introdujeron en Estados Unidos como plantas de horticultura para macetas colgantes. Más tarde se escaparon de los cultivos y se convirtieron en plagas exóticas. Al igual que muchas especies introducidas, estos helechos asiáticos crecen bien porque no se topan con demasiadas restricciones de crecimiento en su nueva ubicación geográfica. Crecen con rapidez y extienden sus esporas con el viento, las cuales pueden ser transportadas a una distancia de 64 kilómetros o más. Actualmente, estos resistentes helechos cubren más de 16.000 hectáreas en el sur de Florida, y en seis años han multiplicado su área por 100, sobreviviendo a inundaciones y sequías.



*Lygodium paponicum.*

Aunque de gran belleza, los helechos pueden ser verdugos para otros vegetales, cubriéndolos y formando masas de hasta 60 centímetros de grosor. Matan a los otras plantas privándolas de la luz o cubriéndolas de una masa vertical, haciendo incluso que algunos árboles caigan por el peso. Las lianas, que son en realidad hojas trepadoras, pueden alcanzar hasta 30 metros de longitud, actuando en ocasiones como escaleras de fuego que llevan rápidamente las llamas hacia los árboles secos y muertos. Las masas de helechos se desprenden con facilidad durante los incendios, con lo que transportan las llamas hacia nuevos parajes y pueden ocasionar la destrucción de valiosos bosques.

Para controlar la expansión de estos helechos, los científicos australianos investigan los insectos como posibles agentes biológicos de control. Entre ellos se encuentra un minador de hojas, que excava túneles en éstas y termina por matarlas. La introducción de este escarabajo podría ayudar a controlar la expansión de *Lygodium*, pero podría también tener otras consecuencias no intencionadas, como un ataque del escarabajo a las plantas nativas.



El helecho *Lygodium* invade unos cipreses en Florida.

*Lygodium* es un ejemplo de un problema mundial que afecta a cientos de especies. Cuando, accidental o intencionadamente, el ser humano introduce vegetales exóticos en un lugar nuevo, éstos suelen encontrarse con nuevos medios que no son aptos para su crecimiento y reproducción. Sin embargo, pueden darse graves problemas ecológicos si el nuevo enclave se demuestra ideal para la especie exótica, en términos de condiciones de crecimiento y ausencia de competencia, enfermedades y herbívoros.

Mientras que *Lygodium* puede ser un helecho molesto en algunos medios, otro *helecho* desempeña un papel productivo en la agricultura. El helecho acuático *Azolla* forma una asociación mutualista con una cianobacteria, *Anabaena azollae*, que vive en las cavidades situadas en el envés de las hojas. *Anabaena* fija nitrógeno del aire para hacerlo utilizable para las plantas. En los campos de arroz, se suele utilizar *Azolla* por el nitrógeno que aporta y porque ensombrece, de manera efectiva, las malas hierbas que de otro modo competirían con el arroz por los nutrientes y la luz solar.

Los helechos y otras plantas vasculares sin semillas fueron las primeras plantas vasculares y, junto con los Briófitos, fueron las plantas principales durante quizás 100 millones de años. Hoy en día, constituyen solamente el 5% de las especies vegetales vivas, pero continúan creciendo bien en algunos medios, llegando en algunos casos a someter a las plantas con semillas, como dan buena cuenta los helechos trepadores. Las plantas vasculares sin semillas fueron muy importantes en la evolución vegetal, pues dieron origen a las plantas con semillas que dominan el mundo vegetal moderno.

En este capítulo, retrocederemos primero hacia un pasado remoto para descubrir los orígenes de las plantas vasculares sin semillas, antes de explorar las características de las especies existentes.



Rana toro americana en *Azolla*.

## Evolución de las plantas vasculares sin semillas

Todas las plantas producen embriones pluricelulares, que son retenidos durante un tiempo en los tejidos del gametófito femenino. Por esta razón, tanto los Briófitos como las plantas vasculares se conocen como *embriófitos*. Por su parte, las plantas vasculares en sí se conocen como *traqueófitos* porque poseen traqueidas.

Pese a la claridad de esta clasificación, desconocemos la mayor parte de los detalles de la colonización de la tierra por parte de las plantas. Para la vida en la tierra era necesario un nivel de oxígeno atmosférico mínimo del 2%, mucho menos que el actual 20%. Hace unos 430 millones de años, en el Período Silúrico, fecha en la que constan los primeros fósiles de plantas en el registro fósil, e incluso hace 700 millones de años, cuando las pruebas moleculares indican que las plantas se separaron de las algas verdes, la fotosíntesis de las algas y las cianobacterias en el océano y en el agua dulce aportó el suficiente oxígeno a la atmósfera para sustentar la respiración aeróbica establecida en la tierra.

Asimismo, no sabemos mucho acerca de los organismos que hicieron de puente entre las algas y las plantas. Aunque es tentador barajar la hipótesis de que las plantas colonizaron la tierra y abrieron el camino a los animales y otros organismos estableciendo la base de las cadenas alimentarias terrestres, las pruebas demuestran otra cosa. El registro fósil y los datos moleculares indican que las asociaciones mutualistas entre las plantas y los hongos (micorrizas) son antiguas. Aunque las primeras plantas no contaban con las raíces que conocemos hoy en día, los hongos parecen haber estado asociados con tallos subterráneos y, probablemente, facilitaron la absorción de nutrientes de un suelo fangoso o rocoso. Los animales, en especial los artrópodos, que poseen un exoesqueleto de quitina que impide la desecación, podrían haber colonizado la tierra aproximadamente al mismo tiempo que las plantas. No obstante, probablemente los Briófitos y las primeras plantas vasculares sin semillas precedieron a la mayoría de los animales y sirvieron de base para las primeras cadenas alimentarias terrestres. Las primeras plantas y animales terrestres necesitaban de agua para que el espermatozoide pudiera nadar hasta la ovocélula, de modo que se encontraban restringidos a las zonas húmedas. En la Tierra, aún quedaban vastas regiones por habitar.

### Las plantas vasculares sin semillas dominaban el paisaje hace unos 350 millones de años

Supongamos que una máquina del tiempo nos transporta 350 millones de años atrás. En la mayor parte de lo que hoy es Norteamérica, nos veríamos en medio de una selva neblinosa con grandes pantanos (Figura 21.1) y sentiríamos un ambiente cálido y húmedo. Éste era el medio característico cerca del ecuador durante el Período Car-



**Figura 21.1.** **Recreación artística de un bosque tropical carbonífero.**
Durante el Período Carbonífero, Norteamérica y Europa se encontraban más cercanas al ecuador de lo que lo están actualmente y contaban con bosques tropicales pantanosos. Los bosques carboníferos de regiones más secas y más alejadas del ecuador eran menos frondosos y más abiertos que el que se observa en esta figura.

bonífero (hace 363-290 millones de años). Por aquel entonces, todos los continentes principales se unieron en una enorme masa de tierra, denominada *Pangea*. Grandes partes de lo que hoy es Eurasia, Norteamérica, el norte de Sudamérica y el norte de África se encontraban bastante cercanas al ecuador, mucho más hacia el sur que en la actualidad. Lo que hoy comprende el sur de Sudamérica, África del Sur, Australia, Antártida y el norte de Asia era glaciar, debido a la cercanía a los polos.

Al comparar el follaje de los bosques carboníferos con la información de que disponemos acerca de las plantas modernas, nos encontraríamos con antiguos Briófitos (ancestros de las hepáticas, antoceros y musgos). Las Gimnospermas apenas habían comenzado a evolucionar y eran cada vez más comunes en regiones secas y altas, pero las plantas con flores no surgirían hasta 200 años después. Por el contrario, eran las plantas vasculares sin semillas las que dominaban el paisaje. Algunas nos parecerían similares a los helechos modernos, pero otras nos resultarían desconocidas, como algunos árboles altos con hojas de más de un metro de longitud. Seríamos capaces de clasificar unas pocas, pero otras no aparecerían mencionadas en la información traída del presente. Entre tanto, no habría animales como mamíferos o reptiles, pero abundarían los anfibios, así como los insectos y otros invertebrados.

Las plantas vasculares sin semillas fueron las dominantes durante el Período Carbonífero, porque encontraron poca competencia por parte de otras plantas, y porque crecían bien en las regiones tropicales húmedas con abundantes precipitaciones. Junto con los Briófitos (*véase* el Capítulo 20), fueron los primeros vegetales terrestres. Diferían de los Briófitos en que poseían un sistema vascular con xilema y floema, pero eran muy diferentes a la mayoría de las plantas modernas, pues no tenían semillas ni flores. Las grandes cantidades de biomasa que produjeron formaron una parte considerable de los extensos depósitos de carbón, de ahí el nombre *Período Carbonífero*. Las plantas vasculares sin semillas modernas, que fundamentalmente son los helechos, siguen creciendo bien en sus medios, pero su diversidad de especies es mucho menor que la de sus ancestros.

## Las plantas terrestres surgieron a partir de las algas verdes de la clase Charophyceae

Ahora imaginemos que viajamos más atrás en el tiempo para explorar los antiguos orígenes de las plantas vasculares sin semillas. Nos encontraríamos en medio de un paisaje de 450 millones de años atrás, durante el Período Silúrico. La tierra estaría libre de plantas o animales, pero en los lagos de agua dulce poco profundos, así como en los alrededores, habitarían organismos parecidos a las plantas y a las algas. Sería difícil clasificar estos organismos ramificados y sin hojas, de generalmente unos pocos centímetros de altura y nunca de más de un metro. Estaríamos observando algunas de las primeras fases de la evolución de las plantas terrestres.

Los paleobotánicos no están seguros del modo en que evolucionaron las plantas vasculares sin semillas, pues el registro fósil está incompleto, tanto geográfica como temporalmente. No obstante, el registro fósil, los estudios moleculares y las pruebas obtenidas de las plantas vivas pueden combinarse para crear una imagen bastante coherente. Conforme a estas pruebas, los paleobotánicos opinan que el tejido vascular, la epidermis cerosa y otras características evolucionaron durante millones de años en las algas verdes de agua dulce, lo que les permitió sobrevivir a los períodos en los que no había agua. Con el tiempo, fueron capaces de completar su ciclo vital en la tierra, siempre que hubiera agua disponible para permitir al espermatozoide nadar hasta las ovocélulas. Deben de haber existido algunas especies de transición fascinantes, con características tanto de las algas como de las plantas vasculares sin semillas. Por ende, las plantas vasculares sin semillas evolucionaron por sí solas, compartiendo la tierra con los Briófitos.

Los paleobotánicos manejan la hipótesis de que la evolución de las plantas terrestres a partir de las algas verdes de la clase Charophyceae, del filo Chlorophyta, comenzó hace 700 y 450 millones de años atrás (*véase* el Capítulo 20). El registro fósil actual apoya la fecha más tardía, a tenor de los primeros fósiles parciales de Briófitos, mientras que los datos de las secuencias de ADN y ARN en las plantas y algas vivas secundan la fecha más antigua. Los paleobotánicos buscan de manera activa nuevos fósiles que puedan completar nuestro conocimiento acerca del origen de las plantas vasculares, y reducir así el vacío entre ambas fechas. Ciertamente, por la época de los primeros fósiles completos de Briófitos (hace 360 millones de años) y los primeros fósiles de plantas vasculares (hace 430 millones de años), ya se había dado una evolución considerable a partir de los ancestros de algas. Esto es especialmente cierto si la fecha molecular de hace 700 millones de años, basada en un estudio de secuencias de 119 proteínas, es correcta.

Numerosas especies vivas de algas verdes se parecen a una planta terrestre o a otra, aunque los ancestros directos se han extinguido. En particular, el alga verde *Chara* es



la que más visiblemente se parece a las plantas terrestres, aunque sin duda no es el ancestro directo, pues han pasado casi 500 millones de años desde que las algas dieron origen a las plantas terrestres.

Cuando las plantas vasculares sin semillas evolucionaron, experimentaron una radiación adaptativa (*véase* el Capítulo 15) que las separó en muchas especies diferentes, las cuales ocuparon un abanico de medios terrestres. Su éxito fue prodigioso, ya que pronto se convirtieron en componentes fotosintéticos esenciales de la Biosfera y proporcionaron alimento a los anfibios y otros animales, manteniéndose como vegetales dominantes durante unos 100 millones de años.

Pese a su éxito, las plantas vasculares sin semillas no mantuvieron su preponderancia en todos los medios, pues su método de fecundación dependía del agua, lo que limitaba su hábitat y las hacía vulnerables a las sequías. Por otra parte, los embriones en desarrollo necesitaban humedad y se encontraban desprotegidos de los animales. Sin embargo, las primeras plantas con semillas (las antiguas Gimnospermas) podían reproducirse sin agua, porque contaban con un tubo polínico que hacía llegar el espermatozoide a la ovocélula. Al principio, probablemente el esperma de las plantas con semillas fuera todo flagelado, pero con el tiempo, en muchas especies evolucionó y perdió los flagelos. Tras la fecundación, una semilla protegía el embrión de la desecación y le aportaba un suministro de alimento para ayudar a la germinación. Puesto que no requerían medios húmedos, las Gimnospermas podían crecer en lugares que las plantas vasculares sin semillas no habían colonizado y, allá por la Era Mesozoica (hace 245-66 millones de años), habían arrebatado el puesto de vegetales dominantes a las plantas vasculares sin semillas.

En varios aspectos importantes, la evolución de los primeros animales terrestres se asemejó a la de las plantas. Cuando las plantas vasculares sin semillas prosperaban durante el Período Carbonífero, los anfibios (los primeros tetrápodos o animales terrestres de cuatro patas), ancestros de las ranas, sapos y salamandras actuales, eran la forma de vida animal dominante. Como sucede con las plantas vasculares sin semillas, la fecundación en los anfibios precisa de agua para permitir al espermatozoide nadar hacia los óvulos. Además, los embriones en desarrollo necesitan humedad y generalmente están desprotegidos de los depredadores. Poco a poco, los anfibios fueron reemplazados en la mayoría de los ambientes por los reptiles, los primeros amniotas, que poseían un huevo completo con una cobertura protectora y un saco interno, o amnión, que mantenía el contenido de humedad que protegía al embrión en desarrollo de la desecación. Aunque las semillas vegetales y los huevos de reptiles no tienen relación evolutiva alguna, sus funciones son similares. Las semillas protegían a los embriones vegetales, lo que permitía a las plantas con semillas sobrevivir en una mayor variedad de medios que las plantas vasculares sin semillas.

## Tres filos de plantas vasculares extintas aparecen en el registro fósil desde hace 430 millones de años

La Figura 21.2 muestra una hipótesis de las relaciones evolutivas entre las plantas y las algas verdes de la clase Charophyceae, indicando una posible secuencia por la que cada grupo vegetal divergió de sus ancestros comunes en la línea de evolución vegetal. Por ejemplo, el diagrama muestra que los musgos y plantas vasculares poseen ancestros comunes no compartidos con las hepáticas y antoceros, lo que quiere decir que los musgos son los Briófitos más estrechamente relacionados con las plantas vasculares. No se han encontrado fósiles de los vegetales que tendieron un puente sobre el vacío entre las algas y los Briófitos y las plantas vasculares. Puede que las condiciones para la fosilización no fueran las óptimas o que los fósiles se encuentren en formaciones geológicas no exploradas.

Las pruebas fósiles existentes descubren el rastro desde los ancestros de las plantas vasculares modernas hasta las plantas que aparecieron por primera vez durante el Período Silúrico (hace 439-409 millones de años). Las plantas fósiles han dado a los paleobotánicos pistas sobre la apariencia y estructura de estas primeras plantas vasculares. En 1859, un científico canadiense, de nombre John Dawson, descubrió los primeros fósiles de plantas vasculares sin semillas en Quebec, pero debido a la naturaleza fragmentaria de los restos fósiles, los paleobotánicos no pudieron ponerse de acuerdo sobre qué parecía ser aquel vegetal. Se descubrió que los fósiles de Dawson, que mostraban plantas muy diferentes a cualquier vegetal extinto o conocido, eran de origen Devónico. En 1917, la existencia de más plantas vasculares sin semillas antiguas se estableció después del descubrimiento cerca del pueblo de Rhynie, en Escocia, de fósiles que mostraban una estructura interna. Estos fósiles, incrustados en un tipo de roca de sílex denominada *cuarzo*, revelaban plantas vasculares sin semillas, todas de menos de un metro de altura, y la mayoría eran bastante pequeñas. Actualmente, estas plantas extintas se clasifican dentro del filo Rhyniophyta,

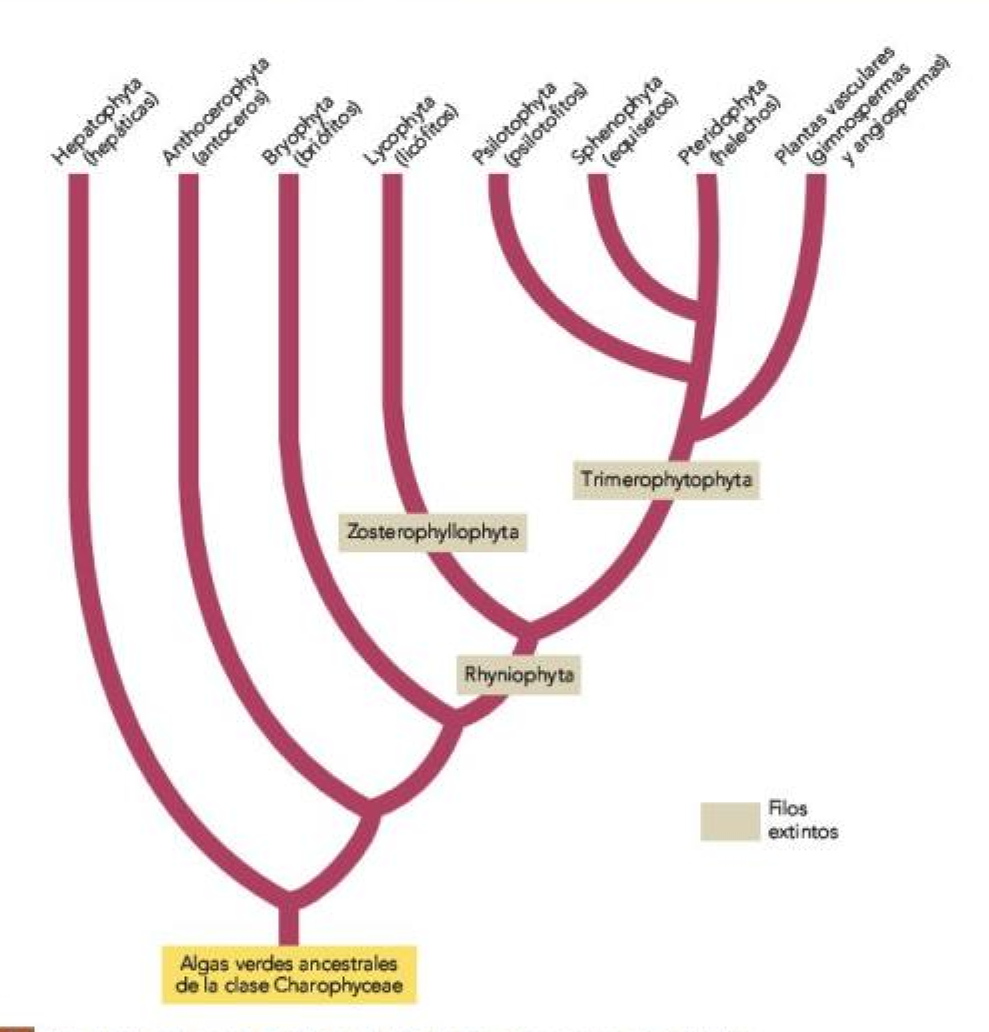



**Figura 21.2.** **Una hipótesis sobre el origen de las plantas vasculares sin semillas.**
Las primeras plantas vasculares se parecían mucho a una o más especies extintas de algas verdes de la clase Charophyceae. El diagrama muestra una hipótesis sobre el origen de las plantas vasculares sin semillas, según la cual los primeros vegetales dieron lugar al filo Rhyniophyta, y los Riniófitos dieron origen al filo Zosterophyllophyta y al filo Trimerophyta. Ambos filos están hoy extintos, pero fueron el germen de los cuatro filos vivos de plantas vasculares sin semillas. Algunos paleobotánicos creen que Rhyniophyta y Zosterophyllophyta surgieron independientemente de las algas verdes.

comúnmente conocidos como *Riniófitos*. Crecían en pantanos o ciénagas y presentaban sistemas del vástago fotosintéticos, ramificados, a menudo con esporangios en la punta de las ramas. Un ejemplo es *Cooksonia*, que aparece en la Figura 21.3. Los Riniófitos surgen en el registro fósil hace unos 430 millones de años, a principios del Período Silúrico, y evolucionaron de las algas verdes a través de grupos transicionales aún no descubiertos como fósiles. Los Riniófitos podrían reclasificarse en varios filos si se contara con más pruebas fósiles.

A finales del Período Devónico, hace 363 millones de años, la mayoría de las especies de Riniófitos estaban extintas. Probablemente, los Riniófitos dieron lugar, ya sea directa o indirectamente, a otros dos grupos de plantas vasculares extintos, clasificados como filo Zosterophyllophyta (denominados Zosterófitos) y filo Trimerophyta (denominados Trimerófitos) (*véase* Figura 21.2 y 21.3). Sendos grupos también se habían extinguido a finales del Período Devónico. No obstante, sus descendientes eran plantas vasculares sin semillas que reinaron durante el res-

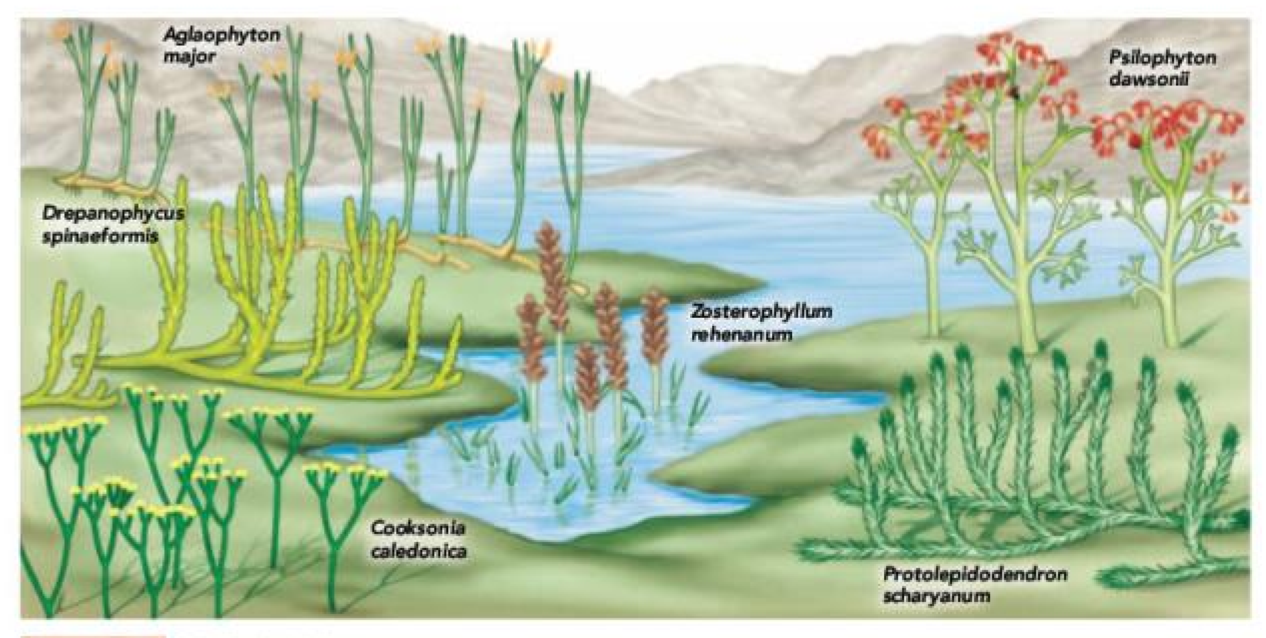



**Figura 21.3.** Paisaje devónico.

A comienzos del Período Devónico (hace 409-363 millones de años), una serie de especies vegetales pertenecientes a tres filos diferentes, Rhyniophyta, Zosterophyllophyta y Trimerophyta, habían colonizado los entornos cenagosos. Los ambientes más secos, lejanos al agua, estaban privados de vida. A finales del Período Devónico, la mayoría de las especies de estas plantas de cenagales se habían extinguido. No sabemos si tuvo lugar una sola vez la transición de las algas verdes a las plantas o si se produjo en más de una ocasión.

to de la Era Paleozoica, la cual terminó hace 246 millones de años. Sus parientes más lejanos todavía viven.

Como mencionamos anteriormente, la Figura 21.2 presenta una hipótesis. Algunos paleobotánicos creen que los Trimerófitos, cuyos miembros presentan nuevas características no encontradas en los Riniófitos, podrían haber evolucionado directamente a partir de vegetales de transición previos, y no a partir de los Riniófitos. Del mismo modo, algunos creen que los Zosterófitos evolucionaron independientemente de los Riniófitos, ya sea directamente a partir de las algas verdes o a partir de plantas transicionales anteriores a los Riniófitos. Con todo, la mayor parte de paleobotánicos coinciden en que las plantas evolucionaron en última instancia a partir de las algas verdes. El desacuerdo surge en torno a los detalles de la ruta evolutiva.

Los Riniófitos, Zosterófitos y Trimerófitos presentaban sistemas del vástago fotosintéticos ramificados sin raíces ni hojas (Figura 21.4). Además de los tallos superficiales, poseían rizomas (tallos horizontales subterráneos). Habitaban en áreas cenagosas y probablemente surgieran de las algas que podían sobrevivir dentro o fuera del agua dulce. Sus esporangios estaban rodeados de células protectoras estériles y constaban simplemente de células que producían esporas.

Aunque los Riniófitos eran similares de manera general en la estructura, con una ramificación dicótoma del tallo, a los Zosterófitos, su sistema vascular y la disposición de sus esporangios eran diferentes:

- En los Riniófitos, los esporangios se localizaban en el extremo de los tallos principales, que en ocasiones se acortaban; en los Zosterófitos, se encontraban en el extremo de ramas laterales muy cortas, que se agrupaban en lo alto de los tallos principales.
- En los Riniófitos, los esporangios se abrían lateralmente; en los Zosterófitos, los esporangios se abrían por la parte superior.
- En los Riniófitos, las células xilemáticas maduraban primero en el centro del tallo y a continuación hacia fuera, alrededor de la periferia del haz xilemático. Éste es el modelo seguido por cada haz vascular en la mayoría de las plantas vivas, excepto en los Licófitos. En los Zosterófitos y Licófitos, el xilema

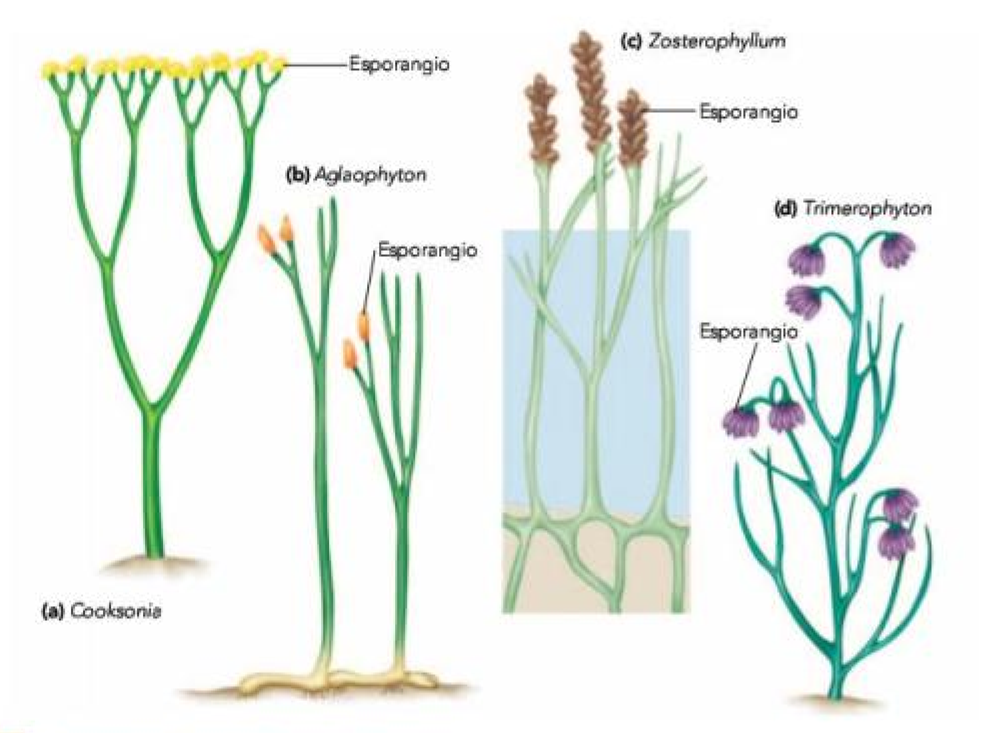



**Figura 21.4. Plantas vasculares sin semillas extintas.**

(a) Los Riniófitos, como *Cooksonia*, constaban únicamente de tallos, que producían ramas de más o menos la misma longitud, con esporangios en el ápice. (b) *Aglaophyton* podría ser un intermediario entre los Riniófitos y los Briófitos. El vegetal carecía de traqueidas, pero contaba con un sistema conductor primitivo similar al de los musgos. (c) En los Zosterófitos, las ramas tenían muchos esporangios laterales cortos. (d) Probablemente, los Trimerófitos, como *Trimerophyton*, evolucionaron a partir de los Riniófitos hace unos 360 millones de años. Producían más ramas que los Riniófitos, de las cuales solían surgir grupos de esporangios.

maduraba en dirección contraria, primero alrededor de la periferia y luego hacia el interior, en dirección al centro del tallo.

Los Riniófitos y Trimerófitos tenían sistemas de ramificación característicos. En la mayoría de los Riniófitos primitivos, como *Cooksonia*, las ramas dicótomas eran de igual longitud y los esporangios eran terminales. Otros Riniófitos más avanzados mostraban un patrón de culminación en el que una rama crecía más que la otra, y los esporangios se formaban en la rama más corta, algo que también aparece en los Zosterófitos. Las ramas portadoras de esporangios son bastante cortas y, en ocasiones, se encuentran agrupadas cerca del extremo de ramas más largas. Los Trimerófitos poseen una ramificación más compleja que la de los Riniófitos. Esta culminación fue general, hasta que las plantas desarrollaron un eje central con numerosas ramas laterales portadoras de esporangios terminales (Figura 21.5).

Los fósiles y las pruebas moleculares indican que ciertos Trimerófitos dieron origen a tres de los cuatro filos vivos de plantas vasculares sin semillas: filo Psilotophyta, filo Sphenophyta y filo Pteridophyta. Las pruebas moleculares sugieren que estos tres filos son monofiléticos y están estrechamente relacionados. Algunos Zosterófitos son los ancestros del otro filo vivo de plantas vasculares sin semillas, Lycophyta.

## En las plantas vasculares sin semillas, la alternancia de generaciones implica gametófitos y esporófitos independientes

Algunas características de los ciclos vitales de las plantas vasculares sin semillas son distintivas, mientras que otras están compartidas con los Briófitos, las plantas con semillas o con ambos. Al igual que en el ciclo vital de otros vegetales, la alternancia de generaciones implica gametófitos

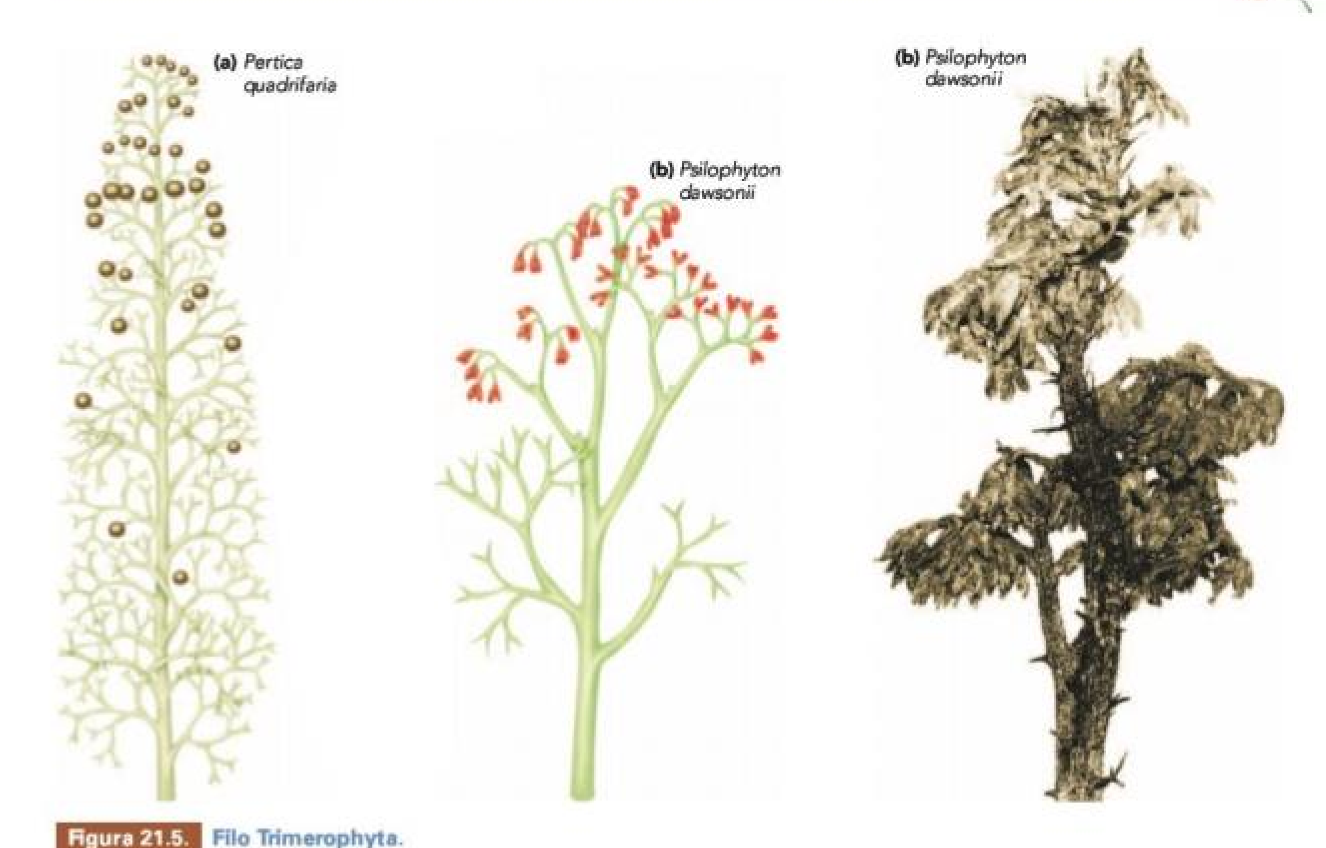



**Figura 21.5.** Filo Trimerophyta.

Probablemente los Trimerófitos derivaron de los Riniófitos, aunque poseían una mayor ramificación y una culminación extrema, lo que daba lugar a la formación de un tallo central. (**a**) *Pertica quadrifaria* muestra una ramificación considerable, con grupos globulares de esporangios. (**b**) Esta presentación muestra un ejemplar de *Psilophyton dawsonii* con ramas fértiles. (**c**) Este tallo fértil fosilizado de *Psilophyton dawsonii* se obtuvo disolviendo gradualmente la matriz de la roca.

y esporófitos. Los gametófitos producen espermatozoides y ovocélulas mediante mitosis, y los esporófitos producen esporas mediante meiosis. En la producción de espermatozoides y ovocélulas, las plantas vasculares sin semillas son similares a los Briófitos, en tanto poseen anteridios y arquegonios. No obstante, la relación esporófito-gametófito en las plantas vasculares sin semillas difiere tanto de los Briófitos como de las plantas con semillas. En las plantas vasculares sin semillas, los esporófitos y los gametófitos son independientes en la madurez, aunque los gametófitos suelen tener una vida corta. En contrapartida, en los Briófitos, sólo los gametófitos son independientes, y en las plantas con semillas sólo los esporófitos son independientes. Los esporófitos de las plantas vasculares sin semillas, como los de las plantas con semillas, son mucho mayores que los gametófitos.

Las plantas vasculares sin semillas varían en la producción de esporas. La mayoría de las especies son **homospóricas**, lo que significa que producen un solo tipo de espora, como en el caso de los Briófitos. Esta condición, conocida como **homosporia**, puede dar lugar a gametófitos masculinos y femeninos separados, o a gametófitos bisexuales, según la especie. Por el contrario, algunas especies de plantas vasculares sin semillas son **heterospóricas**, es decir, producen dos tipos de esporas: megásporas (macrósporas) y micrósporas, así llamadas porque las megásporas suelen ser de mayor tamaño que las micrósporas, aunque ambas son apenas perceptibles a simple vista. Los esporangios que producen megásporas se denominan **megasporangios** (**macrosporangios**), y los que producen micrósporas se dicen **microsporangios**. La producción de dos tipos de esporas en dos tipos diferentes de esporangios se conoce como **heterosporia**. Las megásporas producen gametófitos femeninos, conocidos como **megagametófitos** (**macrogametófitos**), mientras que las micrósporas producen gametófitos masculinos, denominados **micro-**

**gametófitos.** Aunque la heterosporia es relativamente poco frecuente en las plantas vasculares sin semillas, es la norma en todas las plantas con semillas.

Los gametófitos de las plantas vasculares sin semillas vivas suelen tener un diámetro de sólo unos pocos milímetros. En algunas especies, los gametófitos viven independiente al ser fotosintéticos, mientras que en otras absorben las moléculas orgánicas de los hongos asociados. Del mismo modo que los Briófitos, las plantas vasculares sin semillas dependen del agua para la fecundación, pues el espermatozoide nada por el agua, que puede aparecer en forma de gotas de lluvia o rocío, hacia la ovocélula del arquegonio. Más adelante, en este capítulo, veremos algunos ciclos vitales específicos de las plantas vasculares sin semillas (*véase* el cuadro *El fascinante mundo de las plantas* en esta página).

Aunque los botánicos conocen perfectamente los ciclos vitales de las plantas vasculares sin semillas vivas, los hábitos de reproducción y los ciclos vitales de sus ancestros fósiles se desconocen bastante. Por ejemplo, las pruebas fósiles no son concluyentes con respecto al tipo de alternancia de generaciones en las plantas vasculares sin semillas extintas. La ausencia de fósiles no es de extrañar, pues los gametófitos de las plantas vasculares sin semillas suelen ser pequeños y frágiles. En cualquier caso, los paleobotánicos tratan de descifrar las claves de los fósiles existentes, que se encuentran abiertas a distintas interpretaciones. Por ejemplo, la observación de fósiles separados de fragmentos de esporangios y tallos puede llevar a conclusiones conflictivas (si los esporangios y el tallo pertenecían a una misma especie o pertenecían a distintas especies). Los paleobotánicos también intentan determinar si las especies extintas poseían esporófitos y gametófitos que diferían entre sí en apariencia, como en el caso de las especies vivas. La naturaleza exacta de los gametófitos de los primeros fósiles de plantas vasculares aguarda el descubrimiento y estudio de más fósiles. Se han descubierto algunos gametófitos fósiles de vegetales parecidos a los Briófitos en Rhynie.

### Repaso de la sección

1. **¿Cuándo aparecieron las plantas vasculares terrestres?**
2. **Describe las primeras plantas vasculares.**
3. **Describe la relación existente entre los Briófitos y las plantas vasculares sin semillas.**

## Tipos de plantas vasculares sin semillas existentes

Hasta ahora, en el capítulo, hemos estudiado el origen de los vegetales terrestres, a partir de las algas verdes y los tres filos de plantas vasculares sin semillas que existieron du-

EL FASCINANTE MUNDO DE LAS PLANTAS

### Ciclos de vida alternantes

En el ciclo normal de las plantas vasculares sin semillas, los gametófitos son haploides ($n$), mientras que los esporófitos son diploides ($2n$). ¿Por qué el hecho de contar con una o dos copias del genoma completo influiría tanto en el tamaño y la forma del adulto, así como en su papel en el ciclo de la reproducción sexual? Parece ser que, tanto en la naturaleza como en el laboratorio, estas reglas no son absolutas. Ocasionalmente, un proceso denominado *apogamia* («sin gametos») da origen a esporófitos haploides, formados a partir de células de los gametófitos, aunque sin la producción de gametos ni fecundación. Además, un proceso denominado *aposporia* («sin esporas») da lugar a gametófitos diploides, que surgen de células foliares en los esporófitos, aunque sin meiosis ni formación de esporas.

En estudios de laboratorio, la apogamia y la aposporia pueden inducirse con tratamientos de hormonas y luz. En general, los medios ricos en nutrientes con sacarosa añadida estimulan la producción de esporófitos apogámicos. Estos resultados de laboratorio son compatibles con las condiciones en la naturaleza, donde el zigoto del esporófito se desarrolla normalmente en el interior del arquegonio, rodeado de células fotosintéticas del gametófito, un medio rico en nutrientes. Entre tanto, los estudios de laboratorio mostraron que los medios pobres en nutrientes sin sacarosa estimulan la producción de gametófitos apospóricos. Una vez más, estos resultados parecen corresponderse a las condiciones naturales, en los que el vegetal esparce la espora y ésta crece en el suelo húmedo, un medio que parecería más bien pobre en nutrientes. Aparentemente, el status nutricional activa dos grupos diferentes de genes, dando lugar a la apogamia o a la aposporia, aunque no se conoce la ruta de transducción de señales de ninguno de los dos procesos.

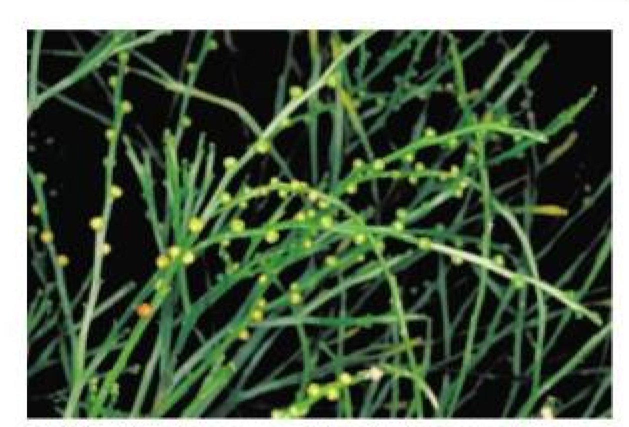
rante los Períodos Silúrico y Devónico. A continuación, examinaremos los ciclos vitales y las características de las plantas vasculares sin semillas vivas. Estos «fósiles vivientes» también nos proporcionan visos atractivos de la evolución de los vegetales terrestres.

Son cuatro los filos que contienen los vegetales vivos relacionados, evolutivamente, con las plantas vasculares de los bosques carboníferos (Figura 21.6). Los miembros supervivientes del filo Psilotophyta, también conocidos como Psilotófitos, comprenden 142 especies y son las plantas vasculares vivas más simples, pues carecen de raíces. La mayoría de estas especies se conocen comúnmente con el nombre de *psilotáceas*. Los miembros del filo Lycophyta, denominados *Licófitos*, engloban más de 1.000 especies de licopodios y plantas relacionadas. Los Licófitos producen gran número de hojas simples y en ocasiones, parecen superficialmente musgos grandes. Los miembros del filo Sphenophyta, denominados *Esfenófitos*, incluyen 15 especies conocidas como *equisetos*, o más comúnmente como *colas de caballo*, debido a su característica estructura articulada con verticilos de hojas aciculadas en cada nudo. La mayoría de las especies vivas de plantas vasculares sin semillas pertenecen al filo Pteridophyta, que consta de más de 11.000 especies de helechos. Los helechos, también conocidos como Pteridófitos, poseen hojas mayores y más complejas que otras plantas vasculares sin semillas.

Las pruebas moleculares recientes sugieren que los Psilotófitos, Esfenófitos y Pteridófitos son las plantas vasculares sin semillas más estrechamente relacionadas con las plantas con semillas. Algunos botánicos proponen una reclasificación que reconocería únicamente dos grupos principales de plantas vasculares sin semillas: el filo Lycophyta, que evolucionó de los Zosterófitos, y un nuevo filo (o probablemente un subreino) que incluye el resto de las plantas vasculares sin semillas, que evolucionaron a partir de los Trimerófitos, como lo hicieron las plantas con semillas (*véase* la Figura 21.2). En este texto, tomamos nota de los cambios propuestos, pero seguimos con la descripción de cuatro filos de plantas vasculares sin semillas existentes, pendientes de una reclasificación formal. Además, en gran parte de la literatura botánica se utiliza esta clasificación de cuatro filos.

## Las psilotáceas integran la mayoría de los miembros vivos del filo Psilotophyta

Los miembros vivos del filo Psilotophyta comprenden dos géneros: *Psilotum* y *Tmesipteris* (la T es muda). La gran mayoría de las psilotáceas pertenecen al género *Psilotum*,



**(a)** El filo Psilotophyta comprende las psilotáceas, como *Psilotum nudum*.



**(b)** El filo Lycophyta incluye los licopodios, así como las selaginelas y los isoetes.



**(c)** El filo Sphenophyta consta de equisetos o colas de caballo, como *Equisetum arvense*.



**(d)** El filo Pteridophyta engloba los helechos, como *Dryopteris affinis*.

**Figura 21.6. Plantas vasculares sin semillas actuales.**

que contiene 129 especies de psilotáceas. Se localizan en las regiones tropicales y subtropicales de Asia y América, y también suelen crecer como malas hierbas en los invernaderos. En muchos sentidos, las psilotáceas se parecen a los fósiles de Riniófitos, pues poseen sistemas del vástago ramificados con protostelas. A diferencia de otras plantas vasculares vivas, carecen de raíces u hojas verdaderas. En lugar de éstas, el tallo posee pequeñas alitas no vascularizadas, con forma de escamas, denominadas **enaciones** (del latín, *enatus*, «sobresalir»). Los espigados tallos fotosintéticos portan esporangios amarillos trilobulados, generalmente a lo largo de los laterales del tallo (Figura 21.6). Los rizomas absorben los nutrientes, pues poseen rizoides o estructuras parecidas a los pelos radicales. El otro género de Psilotophyta, *Tmesipteris*, comprende 13 especies, que son comunes en el Pacífico Sur, a menudo como epífitos que cuelgan de las rocas o adheridos a otros vegetales, como los helechos arborescentes (Figura 21.7). Al igual que otras psilotáceas, *Tmesipteris* carece de raíces. No obstante, en lugar de enaciones, el género cuenta con hojas que presentan un solo rastro vascular. Ambos géneros de psilotófitos están estrechamente relacionados con los helechos.

Del mismo modo que la mayor de las plantas vasculares sin semillas, como su pariente cercano *Tmesipteris*, *Psilotum* es homospórico y posee gametófitos bisexuales. El gametófito de *Psilotum* es una pequeña estructura subterránea de menos de un centímetro de longitud (Figura 21.8). En ocasiones, contiene tejido vascular, pero no es fotosintético, y en su lugar depende de hongos mutualistas para proporcionarse la nutrición. Después de que se produzca la fecundación, el esporófito joven crece en el interior de la base de un arquegonio, desarrollando un pie que lo une temporalmente al gametófito. Igual que en la mayor parte de las plantas vasculares sin semillas, el nuevo esporófito termina por separarse del gametófito, y se convierte en una planta independiente. En el esporófito maduro, se forma un sistema del vástago ramificado y fotosintético a partir de brotes en los rizomas. Los esporangios contienen células madre diploides de las esporas, que producen esporas haploides mediante meiosis, lo que da origen a los gametófitos y completa el ciclo vital.



**Figura 21.7.** *Tmesipteris.*
Original de las regiones tropicales de Australia y el Pacífico Sur, *Tmesipteris* suele crecer como epífito. Sus hojas presentan un solo nervio.

## Los miembros vivos del filo Lycophyta incluyen licopodios, selaginelas e isoetes

Mientras que los Psilotófitos están más estrechamente relacionados con los helechos y, por tanto, con los extintos Trimerófitos, los Licófitos surgieron a partir de los extintos Zosterófitos. El filo Lycophyta comprende unas 1.000 especies vivas, clasificadas en tres órdenes: Lycopodiales (licopodios), Selaginellales (selaginelas) e Isoetales (isoetes) (Figura 21.9).

Los Licófitos modernos son pequeños vegetales herbáceos; pero algunos de sus ancestros fueron árboles que dominaron los bosques húmedos tropicales y subtropicales durante el Carbonífero, entre 325 y 280 millones de años atrás. Los antiguos Licófitos eran las especies más diversas y extendidas del momento, y podían ser desde pequeñas hierbas a árboles con troncos de hasta 30 centímetros o más de diámetro. *Lepidodendron* y *Sigillaria* son ejemplos típicos de Licófitos extintos arbóreos, que alcanzaban entre 10 y 54 metros en la madurez, con hojas de cerca de un metro de longitud (Figura 21.10). Los árboles no podían crecer más por dos razones: en primer lugar, porque con cada ramificación dicótoma, los tallos se volvían más delgados, lo que a su vez limitaba la altura. En segundo lugar, porque las células del cámbium producían sólo pequeñas cantidades de xilema secundario y nada de floema secundario, por lo que el escaso sistema conductor también restringía la altura. Los restos arbóreos de Licófitos contribuyeron sobremanera a la formación extensiva de carbón, que dio al Período Carbonífero su nombre. Cuando los árboles murieron y cayeron a los pantanos anaeróbicos, sólo se produjo una descomposición limitada, y el peso acumulado convirtió poco a poco los restos vegetales en carbón.

Todos los Licófitos presentan **micrófilos**, que son hojas con un sólo rastro vascular o foliar. Aunque los micrófilos de los Licófitos modernos suelen ser pequeños (de ahí

Gametófito (n)
Anteridio
Espermatozoides (n)
Gametófito joven (n)
Espora germinante (n)
Arquegonio
Espora (n)
Hongo mutualista
Arquegonio
Rizoide
Ovocélula (n)
Gametófito (n)
Esporas (n)
Arquegonio
Espermatozoide (n)
Anteridio
Esporangio
Ovocélula (n)
n
Meiosis
Fecundación
2n
Esporangios
Ápice del vástago
Caliptra
Esporófito joven (2n)
Zigoto (2n)
Esporófito maduro (2n)
Embrión (2n)
Células madre de las esporas (2n)
Gametófito (n)
Esporangio (2n)
Pie
Rizoma
Gametófito (n)

**Figura 21.8.** **Ciclo vital de *Psilotum* (psilotácea).**



**(a)** El orden Lycopodiales comprende los licopodios, que son básicamente tropicales, aunque también se encuentran en los bosques caducifolios y en las taigas. Un rizoma da origen a las raíces y los vástagos. Éstos producen numerosos micrófilos, así como esporófilos, que se agrupan en estróbilos. En la fotografía vemos un ejemplar de *Lycopodium obscurum*.



**(b)** El orden Selaginellales contiene varias especies de *Selaginella*, conocidas como selaginelas. Estas plantas suelen ser más pequeñas que los licopodios, además de crecer horizontalmente por el suelo. Sus hojas son pequeñas y delicadas, como sus estróbilos.



**(c)** El orden Isoetales engloba el género *Isoetes*, cuyos miembros se conocen como isoetes y se encuentran en zonas pantanosas. En la fotografía se aprecia un ejemplar de *Isoetes gunnii*.

**Figura 21.9.** **Filo Lycophyta.**

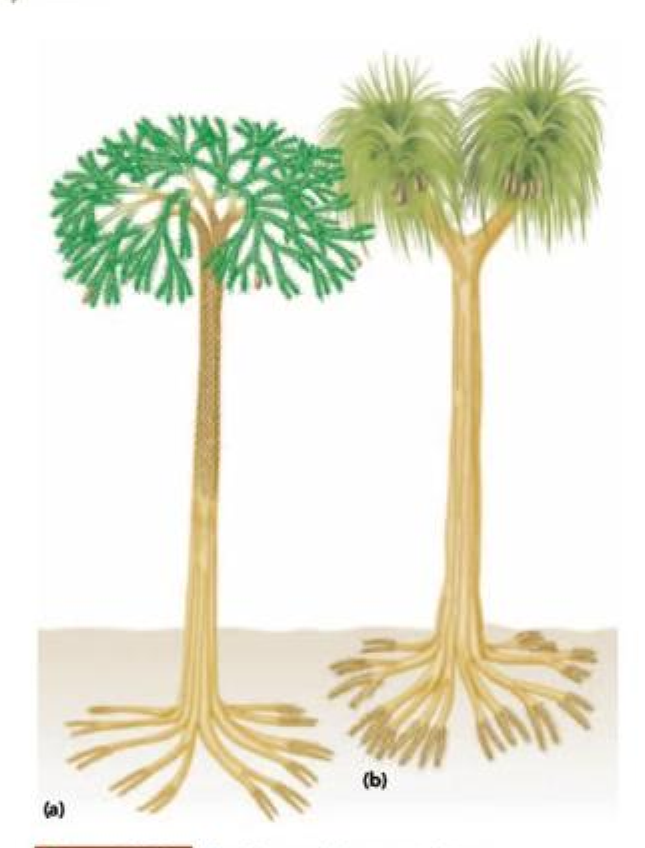


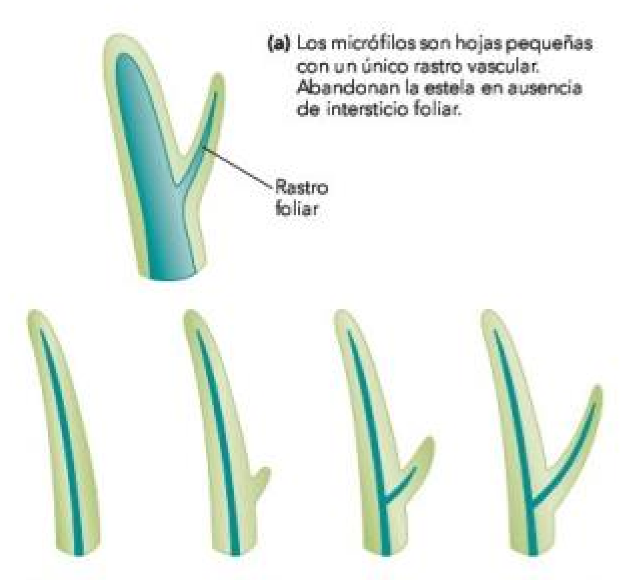

**Figura 21.10.** Licófitos arbóreos extintos.

Muchas especies de árboles gigantes, como (a) *Lepidodendron* y (b) *Sigillaria*, dominaron los pantanos y ciénagas del Período Carbonífero. Algunas especies alcanzaron hasta 45 m de altitud.

su nombre, que significa «hoja pequeña»), los micrófilos de algunos árboles de Licófitos extintos alcanzaban hasta un metro de longitud. Los micrófilos son generalmente alargados y se disponen en espiral, además no existen intersticios foliares; es decir, no existen rupturas entre el cilindro vascular del tallo donde las hojas se ramifican desde el sistema vascular principal (Figura 21.11a). Los Esfenófitos (equisetos o colas de caballo) también poseen micrófilos, y algunos botánicos consideran que las hojas de *Tmesipteris*, que poseen haces únicos, son también micrófilos (*véase* la Figura 21.7). En los Licófitos, los micrófilos fértiles con esporangios suelen formar pequeños estróbilos (piñas), que no deberían confundirse con las piñas portadoras de semillas de las Gimnospermas.

Existen dos teorías fundamentales acerca del origen de los micrófilos. Una visión considera que evolucionaron cuando el tejido vascular se extendió por el interior de enaciones existentes (Figura 21.11b). La visión contrapuesta dice que los micrófilos son ramas cortas que resultan del diferente ritmo de crecimiento en las dos ramitas superiores, o telomas (del griego *telos*, «extremo»), de una rama dicótoma (Figura 21.11c).

La mayor parte de los Licófitos vivos pertenecen al orden Lycopodiales, conocidos comúnmente como *licopodios*. Algunos se encuentran en latitudes templadas, pero la mayoría de las 200 especies son tropicales, y muchas de ellas son epífitas. Los hábitos de crecimiento son generalmente los de un rizoma ramificado que produce estructuras radicales subterráneas y ramas fotosintéticas, que los hacen parecer musgos gigantes. El ciclo vital es similar al de *Psilotum* (*véase* la Figura 21.8). Los esporangios suelen encon-



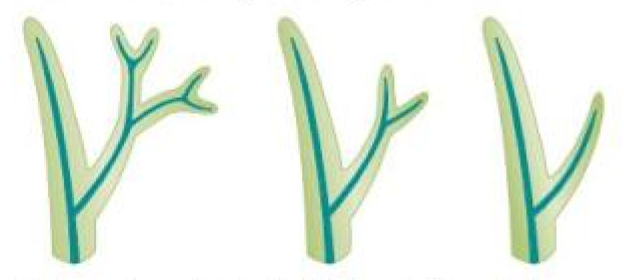




**Figura 21.11.** Estructura y posible origen de los micrófilos.

trarse en la cara superior de los esporófilos (hojas fértiles), que pueden estar agrupadas, formando estróbilos. Las esporas son homospóricas y germinan en gametófitos bisexuales. Según la especie, los gametófitos son unas veces fotosintéticos y otras son subterráneos, en cuyo caso dependen de hongos mutualistas para su nutrición. Los gametófitos pueden tardar años en madurar y pueden producir esporófitos durante más de un año. El esporófito joven se desarrolla en la base de un arquegonio, antes de convertirse en una planta independiente.

El orden Selaginellales contiene solamente una familia (Selaginellaceae) y un género (*Selaginella*). La mayoría de las 700 especies de *Selaginella*, o selaginelas, vive en medios tropicales húmedos (*véase* la Figura 21.9b); aunque algunas viven en regiones áridas, como la desértica *Selaginella lepidophylla* (Figura 21.12). A diferencia de los licopodios y casi todas las otras plantas vasculares sin semillas, las especies de *Selaginella* son heterospóricas, pues producen microsporas y megasporas (Figura 21.13). En el interior de cada estróbilo, los esporangios aparecen en la superficie de los esporófilos. Los esporófilos con microsporangios se denominan **microsporófilos**, mientras que los que contienen megasporangios se denominan **megasporófilos (macrosporófilos)**. Las especies de *Selaginella* también se distinguen de casi todo el resto de las plantas vasculares sin semillas en el desarrollo del gametófito, el cual es **endospórico**, lo que quiere decir que tiene lugar básicamente en el *interior* de la pared de la espora. En otras plantas vasculares sin semillas, como en los Briófitos, el crecimiento del gametófito es **exospórico**, esto es, tiene lugar en el *exterior* de la pared de la espora. En *Selaginella*, cada microgametófito, que consta de poco más que espermatozoides, crece en el interior de una microspora y, al alcanzar la madurez, los libera. Entre tanto, cada megagametófito maduro rompe la pared de la megáspora, exponiendo los arquegonios, que necesitan de agua para la fecundación. Tras la fecundación, el esporófito joven se encuentra primeramente unido al megagametófito, pero termina por convertirse en una planta independiente.

El orden Isoetales, cuyos miembros se conocen comúnmente como *isoetes*, comprende solamente una familia (Isoetaceae) y un género (*Isoetes*) (*véase* la Figura 21.9c). Las 60 especies de isoetes, estrechamente relacionadas con *Lepidodendron* y otros árboles de Licófitos del Período Carbonífero, son los únicos Licófitos vivos con cámbium vascular. A diferencia de sus parientes extintos, los isoetes no son grandes y poseen un cormo expandido (tallo subterráneo), que produce raíces y micrófilos en forma de quilla, los cuales pueden convertirse todos en esporófilos. Al igual que *Selaginella*, los isoetes son heterospóricos, y se forman microsporangios y megasporangios en la cara superior de las hojas, cerca de su unión al tallo. Los isoetes habitan en áreas que, durante parte o





**Figura 21.12.** ***Selaginella lepidophylla*, la planta de la resurrección.**
Mientras que la mayoría de las especies de *Selaginella* habita en regiones tropicales húmedas, *Selaginella lepidophylla* vive en los áridos desiertos del suroeste de Estados Unidos. Su nombre común alude bíblicamente a su capacidad de revivir y recuperar la fotosíntesis tras una lluvia. Estas fotografías muestran al mismo individuo en estado seco y tras la rehidratación.

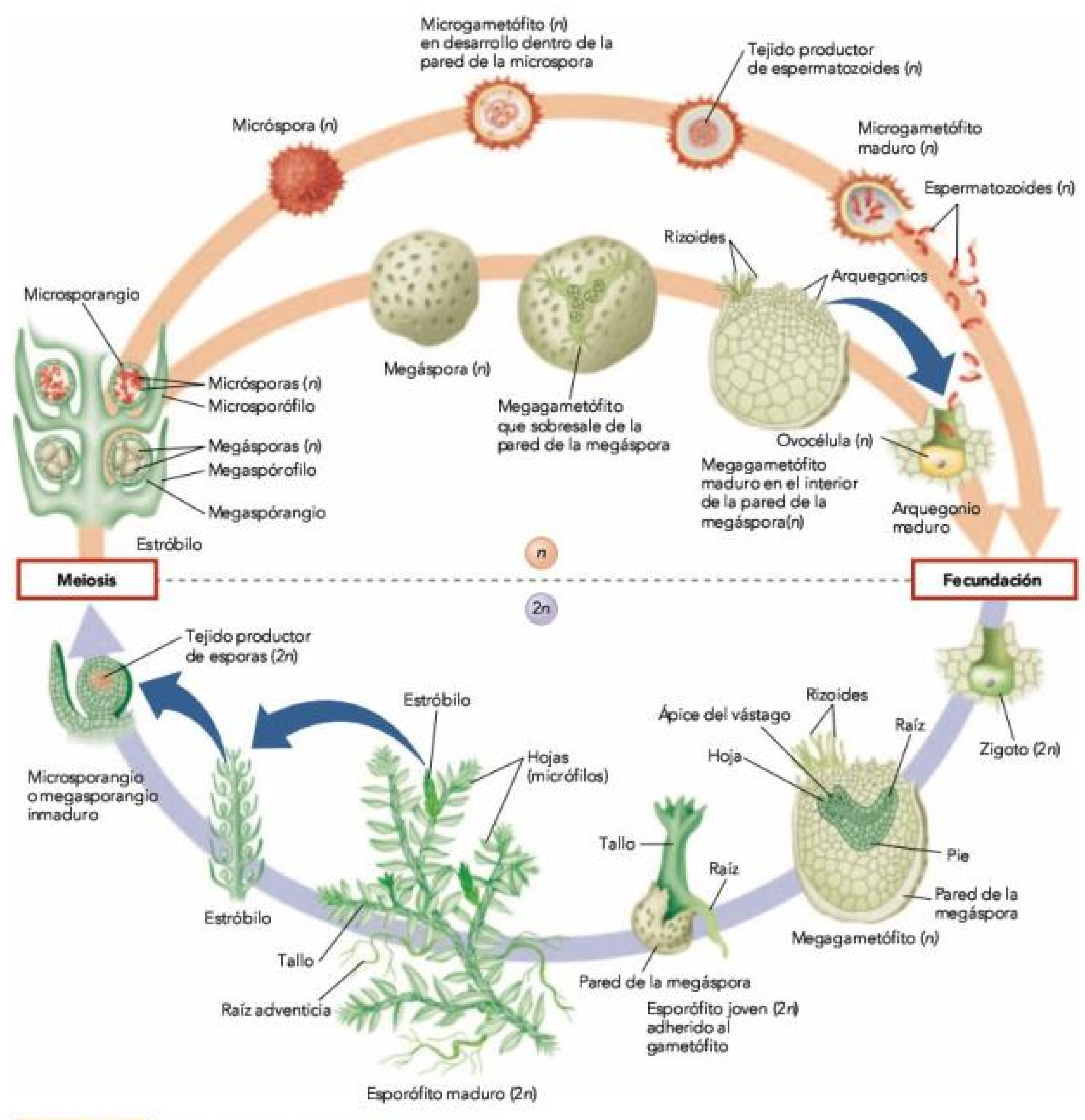



**Figura 21.13.** Ciclo vital de *Selaginella* (selaginela).

todo el año, se encuentran bajo el agua y, ocasionalmente, se los utiliza como plantas de acuario. Algunas especies carecen de estomas y, en su lugar, obtienen el carbono de la fotosíntesis del fango orgánico en el que viven. Durante el día, las bacterias y algas fotosintéticas mantienen una concentración mínima de $CO_2$ en el agua. Por la noche, la respiración de las bacterias y otros organismos incrementan substancialmente los niveles de $CO_2$. Por este motivo, muchas especies llevan a cabo la fotosíntesis CAM (Capítulo 8).

## Los equisetos o colas de caballo representan los miembros vivos del filo Sphenophyta

Probablemente, los miembros del filo Sphenophyta evolucionaran a partir de los extintos Trimerófitos. Las formas arbóreas extintas eran típicas de la familia Calamitaceae, alcanzaban alturas de unos 20 metros, y sus troncos tenían diámetros de hasta 30 centímetros (Figura 21.14). Del mismo modo que los árboles extintos de Licófitos, poseían cámbium vascular no productor de floema secundario. El único género vivo de Esfenófitos es *Equisetum*, que consta de 15 especies de plantas conocidas comúnmente como equisetos o colas de caballo. Como señalamos anteriormente, las pruebas moleculares recientes indican que los Esfenófitos y los Psilotófitos están estrechamente relacionados con los helechos, lo que da a entender que los tres grupos deberían encontrarse dentro del mismo filo.

Los equisetos se encuentran entre las plantas más raras del mundo. El esporófito posee un tallo hueco, articulado, con micrófilos verticilados en los nudos. Los micrófilos son algo rugosos debido a que sus células epidérmicas contienen sílice, motivo por el que históricamente los equisetos se han empleado para limpiar los calderos de cobre y han sido famosos por sus cualidades limpiadoras. Los equisetos han sido denominados «fósiles vivientes», porque los ejemplares de hoy en día son prácticamente indistinguibles de los fósiles de hace 400 millones de años.

Al igual que la mayoría de las plantas vasculares sin semillas, *Equisetum* es homospórico. Los esporangios se encuentran agrupados en esporangióforos con forma de paraguas, que se disponen geométricamente en un estróbilo (Figura 21.15). Algunas especies presentan vástagos separados fértiles y estériles, mientras que en otras todos los vástagos son fértiles al alcanzar la madurez. Dentro de cada esporangio, las esporas presentan unas estructuras alargadas denominadas *eláteres*, que las ciñen, y que se desenrollan, cuando el estróbilo madura y se seca, dispersando las esporas. En pocas semanas, cada espora germinante se convierte en un gametófito independiente, fotosintético, que suele ser bisexual. Como en todas las

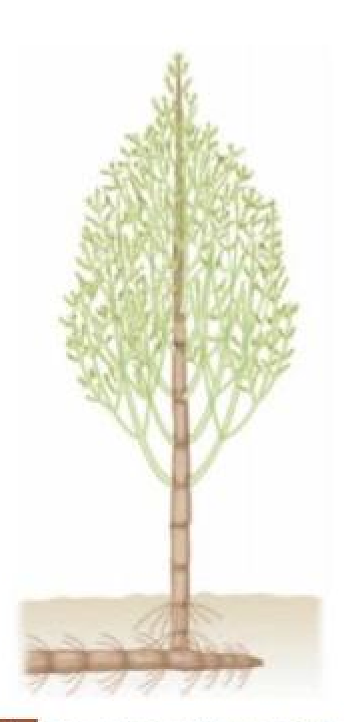


**Figura 21.14. Un equiseto gigante extinto.**

Durante el Período Carbonífero, prosperaron los grandes miembros arborescentes extintos de Sphenophyta. Este dibujo es una reconstrucción de *Calamites*, un equiseto gigante que podía alcanzar los 20 metros de altura.

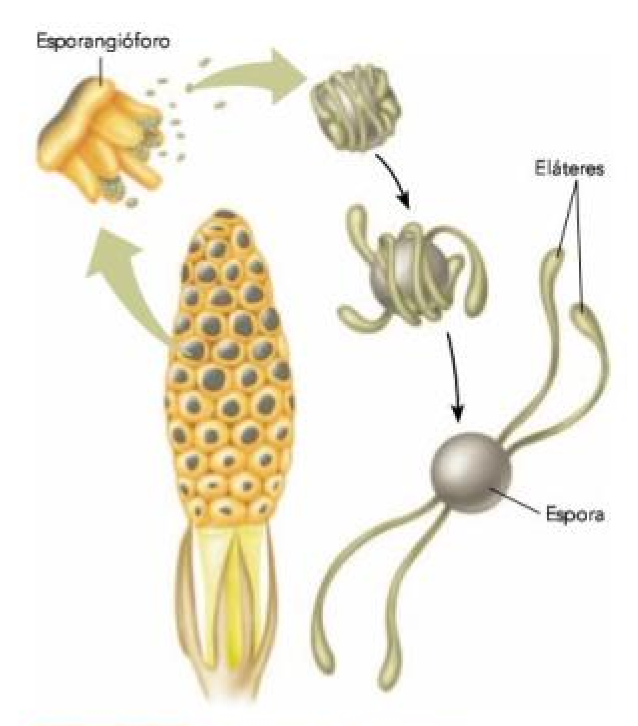



**Figura 21.15. El estróbilo de *Equisetum*.**

En el estróbilo, los esporangióforos se disponen conforme a un patrón geométrico. En la parte externa de cada espora, los eláteres se desenrollan y se dejan llevar por el viento, colaborando así en la dispersión.

plantas vasculares sin semillas, el esporófito termina por separarse del gametófito y convertirse en una planta independiente.

## El filo Pteridophyta está formado por los helechos, el mayor grupo de plantas vasculares sin semillas

Los helechos evolucionaron a partir de los extintos trimeróﬁtos y aparecieron por primera vez durante el Período Carbonífero. Hoy en día, son el grupo más exitoso y extenso de las plantas vasculares sin semillas. Suelen crecer en medios terrestres húmedos y, con menor frecuencia, se hallan en agua dulce, en las montañas y en los desiertos. La mayoría de las 11.000 especies son tropicales adaptadas a los climas húmedos y cálidos. El filo contiene trepadoras, epífitos y árboles (Figura 21.16), aunque incluso los helechos arborescentes más grandes carecen de crecimiento secundario.

Los helechos son el primer grupo vegetal con **megáfilos (macrófilos)**, hojas con un sistema vascular muy ramificado, a diferencia de la traza vascular única de los micrófilos. Los megáfilos suelen ser mayores que los micrófilos y, al contrario que éstos, poseen intersticios foliares o áreas parenquimáticas donde el tejido vascular abandona la estela del tallo. Los megáfilos son también característicos de todas las plantas con semillas, lo que los hace ser el tipo de hoja más común en las plantas modernas. Dado que las primeras plantas presentaban sistemas del vástago ramificados, los paleobotánicos sostienen la teoría de que muchas características estructurales de las plantas modernas se derivaron de cambios en el ritmo de crecimiento de los telomas, y los megáfilos surgían de la formación de tejido foliar conector de los sistemas de ramificación (Figura 21.17). Los botánicos también atribuyen el desarrollo de esporangios en las hojas a cambios en el crecimiento de los telomas (*véase* el cuadro *Evolución* en la página siguiente).

Los megáfilos, que generalmente cuentan con una superficie más grande y haces vasculares más extensos, podrían otorgar a los helechos una ventaja fotosintética sobre las plantas vasculares sin semillas con micrófilos. Las hojas de los helechos presentan un amplio abanico de formas y tamaños (Figura 21.18). En unas pocas especies, pueden incluso volverse meristemáticos y desarrollar nuevas plantas en sus puntas. La mayoría de los esporangios de helechos poseen tallos pequeños, y el esporangio en sí



**Figura 21.16.** Helechos arborescentes.

En los Trópicos, muchas especies de helechos arborescentes, que alcanzan hasta 6 metros de altura, crecen como vestigios de los bosques de helechos arborescentes típicos de la Era Mesozoica.

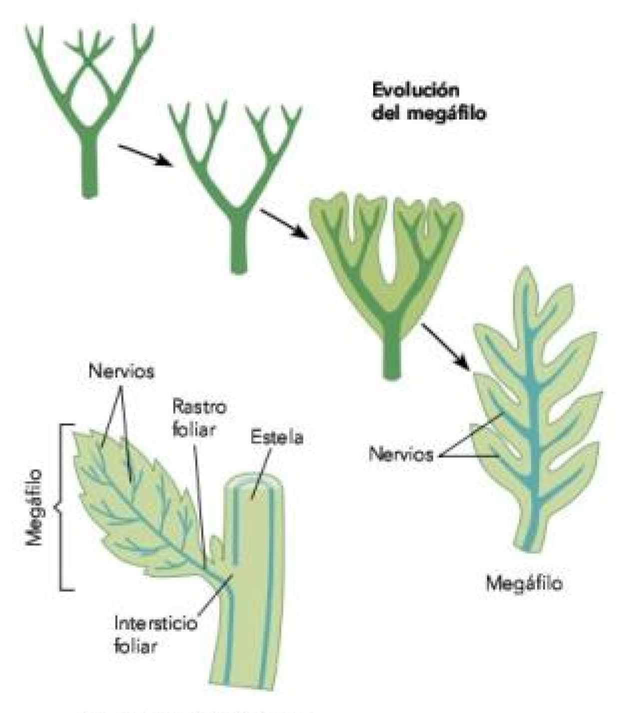



**Figura 21.17.** Estructura y posible origen de los megáfilos.

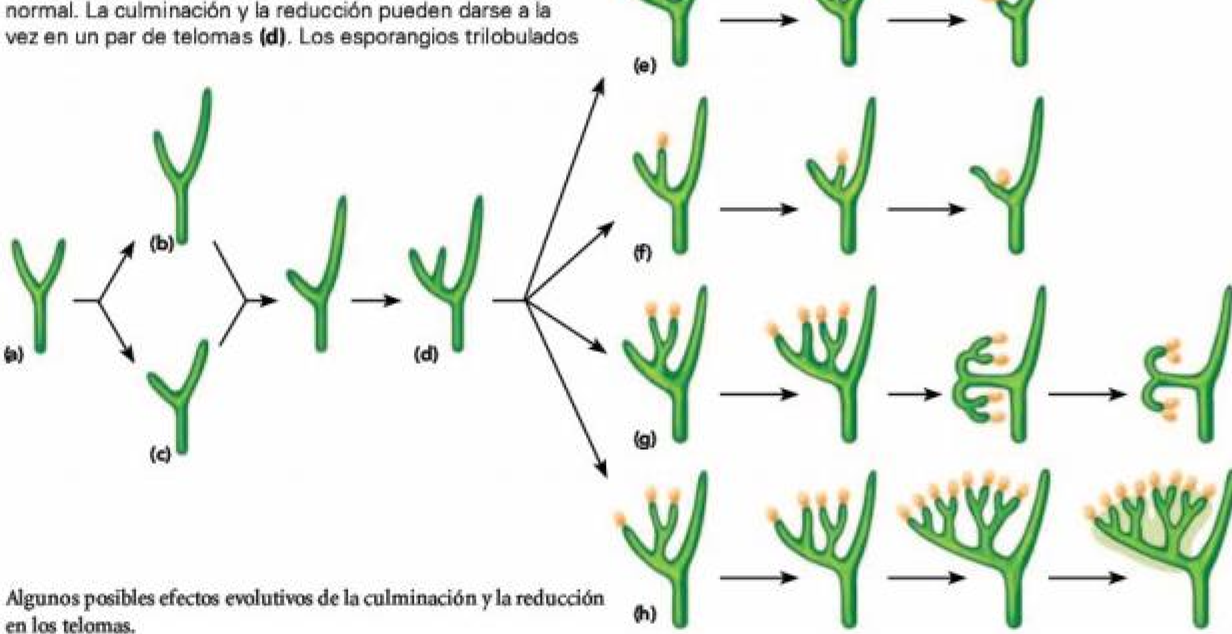
Los helechos son las únicas plantas vasculares sin semillas que poseen megáfilos, hojas con más de un rastro foliar, que también aparecen en todas las plantas con semillas. Probablemente se formaron a partir de ramas dicótomas planas en las que los espacios fueron llenándose gradualmente de tejido.

EVOLUCIÓN

## Los telomas y el origen de los esporangios

Las primeras plantas vasculares eran simples sistemas del vástago ramificados que carecían de raíces y hojas. Los esporangios se encontraban en el ápice de los tallos. *Cooksonia* (*véase* la Figura 21.4a) es un buen ejemplo de fósil con estos rasgos primitivos. Los paleobotánicos creen que los cambios en el ritmo de crecimiento de los telomas dieron lugar al desarrollo evolutivo de muchas de las características que hoy encontramos en las plantas.

Las primeras plantas vasculares tenían sistemas de vástago ramificados, en los que los telomas contaban con la misma longitud **(a)**. Dos procesos básicos de crecimiento podrían explicar varias características anatómicas de las plantas vasculares. La primera es la culminación **(b)**, por la que uno de los telomas crece más, mientras que el otro mantiene un crecimiento normal. La segunda es la reducción **(c)**, por la que un teloma crece muy poco, mientras que el otro presenta un crecimiento normal. La culminación y la reducción pueden darse a la vez en un par de telomas **(d)**. Los esporangios trilobulados de *Psilotum* **(e)** podrían haberse originado por una combinación de culminación y reducción, dando lugar a la pérdida de uno de los cuatro telomas originales reducidos. En los Licófitos, un esporangio termina por descansar sobre un micrófilo **(f)**, formando lo que se conoce como esporófilo, que también podría deberse a la culminación y reducción. En *Equisetum* **(g)**, la curvatura de los múltiples esporangios deriva de la culminación y reducción. En los helechos **(h)**, los esporangios suelen aparecer en el envés de los márgenes foliares (Figura 21.20). Los megáfilos surgieron del tejido que creció para rellenar el espacio entre telomas muy cercanos (Figura 21.17).




Algunos posibles efectos evolutivos de la culminación y la reducción en los telomas.

se encuentra rodeado por un **anillo de dehiscencia**, una línea de células similar a una columna vertebral con paredes engrosadas. Cuando las esporas maduran, el anillo se seca y se contrae, abriendo el esporangio con rapidez y lanzando las esporas lejos del vegetal.

La Figura 21.19 muestra el ciclo vital sexual de un helecho típico, que es homospórico y produce gametófitos bisexuales. Los gametófitos, generalmente fotosintéticos, poseen un grosor de una capa unicelular, menos de medio centímetro de anchura, y suelen ser cordiformes. El espermatozoide es rizado y pluriflagelado, y después de la fecundación el embrión crece en el interior del arquegonio. Al principio, el esporófito joven es dependiente y absorbe nutrientes mientras está unido al gametófito. Con todo,



**(a)** Un helecho flotante, *Salvinia natans*.



**(b)** Un helecho de las sinopteridáceas, *Cheilanthes argentea*.



**(c)** Un helecho perenne, *Asplenium scolopendrium*.



**(d)** Un helecho «cuerno de alce», *Platycerium hillii*.

**Figura 21.18.** Megáfilos de los helechos.



**Figura 21.19.** Ciclo vital de un helecho homospórico.



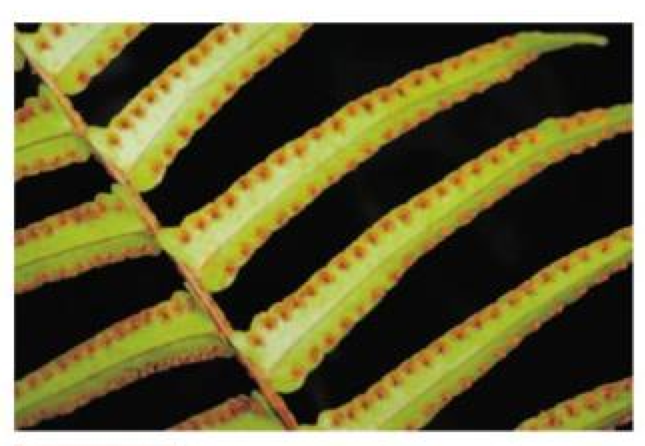


**Figura 21.20.** Algunos modelos de esporangios de los helechos.

Un grupo de esporangios de helechos, denominado soro, puede ser redondo o puede extenderse por el borde de una hoja y alcanzar cierta longitud. Aunque la distribución puede variar, los soros se encuentran cerca del margen foliar, en el envés de la hoja.

termina por automantenerse, mediante fotosíntesis, y se convierte en un vegetal independiente, al tiempo que el gametófito se seca y muere.

La producción de esporas tiene lugar en los megáfilos del esporófito, conocidos como **frondes**. Las frondes suelen ser compuestas, se dividen en varios folíolos denominados **pinnas**, que se unen al **raquis**, una prolongación del pecíolo. Las frondes inmaduras se muestran enroscadas, formando lo que se denomina **frondes circinadas** u **hojas arrolladas**, comestibles en algunas especies; aunque estudios recientes han demostrado que ciertos de estos frondes pueden ser carcinógenas. La mayoría de las especies de helechos presentan un tipo de fronde que es a la vez fértil y fotosintética. Algunas especies presentan frondes estériles y fértiles separadas; las frondes estériles son fundamentalmente no fotosintéticos. Los esporangios de las frondes fértiles suelen presentarse en grupos, denominados **soros**, que por lo general se encuentran en el envés de la fronde. La disposición varía considerablemente según la especie, aunque los soros normalmente son estructuras, parecidas a puntos, que se distribuyen aleatoriamente por la superficie de las frondes o en el borde de éstas (Figura 21.20). Dependiendo de la especie, cada soro puede estar «desnudo» o cubierto por una parte de la fronde. La cobertura puede ser una estructura con forma de paraguas, denominada **indusio** (del término latino para «túnica»), o puede tratarse simplemente del extremo doblado de una fronde, que a menudo se conoce como *falso indusio* o *seudoindusio* (Figura 21.21). Los esporangios de los helechos se forman siguiendo uno de entre dos posibles patrones de desarrollo: eusporangio o leptosporangio. En los helechos con eusporangios (órdenes Ophioglossales y Marattiales), los esporangios se desarrollan a partir de un grupo de células meristemáticas en la hoja. Todos los otros órdenes son de helechos con leptosporangios, en los que los esporangios crecen a partir de una única célula inicial.



**Figura 21.21.** Los grupos de esporangios de helechos suelen estar protegidos.

Los soros, o agrupaciones de esporangios, pueden estar cubiertos por estructuras con forma de paraguas, denominadas *indusios* (las estructuras circulares de color marrón que se aprecian en la fotografía).

La mayoría de los helechos son homospóricos, y sólo hay dos órdenes heterospóricos, que son los helechos acuáticos (Marsileales y Salviniales). Muchas de las características distintivas de los helechos acuáticos son adaptaciones a su medio acuático. La heterosporia en sí podría ser más fácil de llevar en el agua, pues el espermatozoide puede nadar distancias de un centímetro o más hasta la ovocélula, sin tener que depender de las gotas de rocío o de lluvia como medio líquido. El género *Marsilea*, que presenta hojas con aspecto de tréboles que flotan y suele vivir en lagos superficiales, es típico del orden Marsileales. Las micrósporas y megásporas nacen en esporocarpos que parecen nueces en el extremo de cortos tallos. Los esporocarpos son bastante resistentes a las sequías, capaces de soportar los períodos en los que las lagunas superficiales se secan. Cada esporocarpo procede de una hoja de helecho modificada, que se dobla hacia dentro y se fusiona por los bordes. Cuando los esporocarpos germinan, emerge una cadena de soros, con indusios y microsporangios o megasporangios. *Salvinia* y *Azolla* son dos pequeños helechos acuáticos que flotan enteramente en la superficie. En estas plantas, cada esporocarpo contiene un único soro, y la pared del esporocarpo es un indusio modificado. Los esporangios producen una masa mucilaginosa, a través de la cual el espermatozoide puede nadar sin riesgo de ser arrastrado, cuando las plantas son empujadas por las corrientes y el viento.

La reproducción asexual es bastante frecuente en numerosas especies de helechos. Por lo general, tiene lugar en los tallos subterráneos horizontales, conocidos como *rizomas*, como en el caso del helecho común. Unas pocas especies de helechos, como varias especies de *Hymenophyllum*, *Vittaria* y *Trichomanes* localizadas en el *Great Smoky Mountains National Park* (EE. UU.), carecen de esporófitos y sólo pueden reproducirse asexualmente. Lo hacen a través de filamentos especiales que se separan de los gametófitos y se convierten en nuevas plantas. Dichas especies forman colonias que pueden llegar a tener más de 1.000 años de edad, viviendo en hábitats que también son del agrado de los musgos.

Las plantas vasculares sin semillas, consideradas como grupo, engloban una amplia variedad de plantas y de patrones de desarrollo (Tabla 21.1). Continúan contando con cierta ventaja selectiva en algunos medios cálidos y húme-

**Tabla 21.1 Resumen de las plantas vasculares sin semillas**

| Filo | Nombre común | Especie | Estado | Tipo de hoja | Tipo de espora | Comentarios |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Rhyniophyta | | Se conocen unas pocas docenas | Extintas | Sin hojas | Probablemente homospóricos | Seguramente se reclasifique en más de un filo |
| Zosterophyllophyta | | Se conocen unas pocas docenas | Extintas | Micrófilos | Probablemente homospóricos | Dieron origen a los Licófitos |
| Trimerophytophyta | | Se conocen unas pocas docenas | Extintas | Micrófilos | Probablemente homospóricos | Dieron origen a los Psilotófitos, los Esfenófitos y Pteridófitos |
| Psilotophyta | Psilotáceas (nombre común de *Psilotum*) | 142 | Vivas | Enaciones (en psilotáceas); micrófilos en *Tmesipteris* | Homospóricos | Plantas vasculares más simples. Las pruebas moleculares indican que son helechos |
| Lycophyta | Licopodios, selaginelas, isoetes | Cerca de 1.000 | Vivas | Micrófilos | Los licopodios son homospóricos, las selaginelas e isoetes son heterospóricos | Gametófito endospórico en las selaginelas e isoetes |
| Sphenophyta | Equisetos | 15 | Vivas | Micrófilos | Homospóricos | Tallos huecos, articulados. Las pruebas moleculares indican que son helechos |
| Pteridophyta | Helechos | Unas 11.000 | Vivas | Megáfilos | Generalmente homospóricos; los helechos acuáticos son heterospóricos | Plantas vasculares sin semillas más comunes |



dos, e incluso en otros fríos o secos. En su época dorada, las plantas vasculares sin semillas eran las reinas de la evolución botánica. Sus ancestros se remontan a los días más antiguos del reino vegetal. Aunque las plantas vasculares sin semillas no suelen ser importantes en lo que respecta a la agricultura, algunos helechos acuáticos desempeñan un importante papel en el esquema general del cultivo de arroz, como mencionamos en la introducción del capítulo.

## Repaso de la sección

1. **¿En qué se diferencia una especie homospórica de una especie heterospórica?**
2. **Compara los cuatro filos vivos de plantas vasculares sin semillas.**
3. **Compara y contrasta los ciclos vitales de *Selaginella* y de un helecho.**

# RESUMEN

## Evolución de las plantas vasculares sin semillas

**Las plantas vasculares sin semillas dominaban el paisaje hace unos 350 millones de años (págs. 501-502)**
Las plantas vasculares sin semillas, junto con los Briófitos, fueron las primeras plantas. A diferencia de estos últimos, poseían xilema y floema. Durante el Período Carbonífero (hace 362-290 millones de años), eran el tipo de plantas más extendido.

**Las plantas terrestres surgieron a partir de las algas verdes de la clase Charophyceae (págs. 502-503)**
Los primeros vegetales fósiles de plantas vasculares sin semillas datan de hace unos 450 millones de años. Los datos moleculares sugieren que las primeras plantas podrían haber evolucionado hace incluso 700 millones de años. Al igual que los Briófitos, las primeras plantas vasculares no producían semillas y necesitaban de agua externa para que el espermatozoide pudiera nadar hasta la ovocélula para la fecundación.

**Tres filos de plantas vasculares extintas aparecen en el registro fósil que parte desde hace 430 millones de años (págs. 503-506)**
Las primeras pruebas fósiles de plantas vasculares son unas plantas extintas denominadas *Riniófitos*, los cuales probablemente fueran ancestros de otros dos grupos extintos: Zosterófitos y Trimerófitos. Los tres grupos, que poseían tallos fotosintéticos ramificados y habitaban en zonas pantanosas, se extinguieron hace unos 363 millones de años. Los Zosterófitos son los ancestros del filo Lycophyta, mientras que otros filos existentes de plantas vasculares sin semillas, y también de plantas con semillas, evolucionaron a partir de los Trimerófitos.

**En las plantas vasculares sin semillas, la alternancia de generaciones implica gametófitos y esporófitos independientes (págs. 506-508)**
En las plantas vasculares sin semillas, como en las plantas con semillas, el esporófito es dominante. La mayoría de las especies son homospóricas. La heterosporia, que es característica de las plantas con semillas, se da en algunas especies.

## Tipos de plantas vasculares sin semillas existentes

Los cuatro filos existentes son Psilotophyta (fundamentalmente psilotáceas), Lycophyta (licopodios y plantas relacionadas), Sphenophyta (equisetos) y Pteridophyta (helechos). Estos últimos constituyen el mayor grupo.

**Las psilotáceas integran la mayoría de los miembros vivos del filo Psilotophyta (págs. 509-510)**
El género principal, *Psilotum*, comprende las psilotáceas, vegetales que poseen sistemas del vástago ramificados. Carecen de raíces y tienen enaciones en lugar de hojas. Los esporangios trilobulados amarillentos surgen en el extremo de los tallos. El género *Tmesipteris* posee hojas con rastros foliares únicos. Los Psilotófitos son homospóricos y cuentan con gametófitos bisexuales. Como en otras plantas vasculares sin semillas, el esporófito se vuelve independiente.

**Los miembros vivos del filo Lycophyta incluyen licopodios, selaginelas e isoetes (págs. 510-514)**
Aunque el filo engloba árboles extintos, todos los Licófitos modernos son herbáceos. Todos presentan micrófilos, que en algunas especies poseen esporangios dispuestos en estróbilos parecidos a las piñas. Los licopodios son homospóricos y presentan gametófitos exospóricos, pero las selaginelas y los isoetes son heterospóricos y poseen gametófitos endospóricos.

**Los equisetos o colas de caballo representan los miembros vivos del filo Sphenophyta (pág. 515)**
Los equisetos *(Equisetum)* son el único género vivo de los Esfenófitos, que evolucionaron a partir de los extintos Trimerófitos. Son homospóricos. El esporófito posee tallos huecos, articulados con micrófilos verticilados. Los gametófitos fotosintéticos independientes suelen ser bisexuales. Las especies arborescentes se dieron en el Período Carbonífero.

**El filo Pteridophyta está formado por los helechos, el mayor grupo de plantas vasculares sin semillas (págs. 516-521)**
Los helechos evolucionaron a partir de los extintos Trimerófitos, y hoy incluyen vegetales herbáceos, trepadores, epífitos y helechos arborescentes. Los helechos son el primer grupo de plantas en tener megáfilos. La mayoría de las especies son homospóricas, y los gametófitos son fotosintéticos y a menudo bisexuales. En la mayoría de las especies, los esporófitos cuentan con solo frondes fotosintéticas fértiles, pero algunas especies poseen frondes separadas estériles y fértiles.

## Cuestiones de repaso

1. ¿En qué se diferencian los bosques del Período Carbonífero y los de hoy en día? ¿Por qué?
2. Describe la relación evolutiva entre algas verdes, Briófitos y plantas vasculares sin semillas.
3. Compara y contrasta los tres filos de las primeras plantas vasculares.
4. ¿Qué diferencia hay entre la relación esporófito-gametófito en las plantas vasculares sin semillas y en los Briófitos y las plantas con semillas?
5. ¿En qué sentido puede decirse que las plantas vasculares sin semillas son «fósiles vivientes»?
6. Describe las características del filo Psilotophyta. ¿En qué se diferencia de otras plantas vasculares?
7. Distingue los tres órdenes de Licófitos.
8. Compara y contrasta las enaciones, los micrófilos y los megáfilos.
9. Describe la posible evolución de los micrófilos.
10. Describe el posible origen de los megáfilos.
11. ¿Qué es el desarrollo endospórico de un gametófito?
12. ¿Cuáles son las características propias de los equisetos?
13. ¿En qué se diferencian los helechos de otras plantas vasculares sin semillas?
14. Describe el gametófito y el esporófito de un helecho.

## Cuestiones para reflexionar y debatir

1. ¿Cuáles son para ti las ventajas e inconvenientes de presentar gametófitos y esporófitos independientes?
2. ¿Por qué ya no existen árboles gigantes en los filos de plantas vasculares sin semillas?
3. ¿Por qué crees que la forma de los megáfilos varía tanto entre las diferentes especies de helechos?
4. ¿Cuál consideras que es la razón por la que las plantas vasculares sin semillas dejaron de dominar el paisaje?
5. Por medio de diagramas explicados, ilustra las similitudes y diferencias entre un equiseto vivo y la extinta planta vascular sin semillas *Cooksonia*.

## Conexión evolutiva

Si asumimos como hipótesis de trabajo que los Briófitos evolucionaron a partir de las algas verdes y que las plantas vasculares sin semillas evolucionaron a partir de la línea evolutiva de los Briófitos, ¿qué pasos evolutivos deben haberse dado para permitir una divergencia desde los Briófitos que diera lugar a las plantas vasculares sin semillas actuales?

## Para saber más

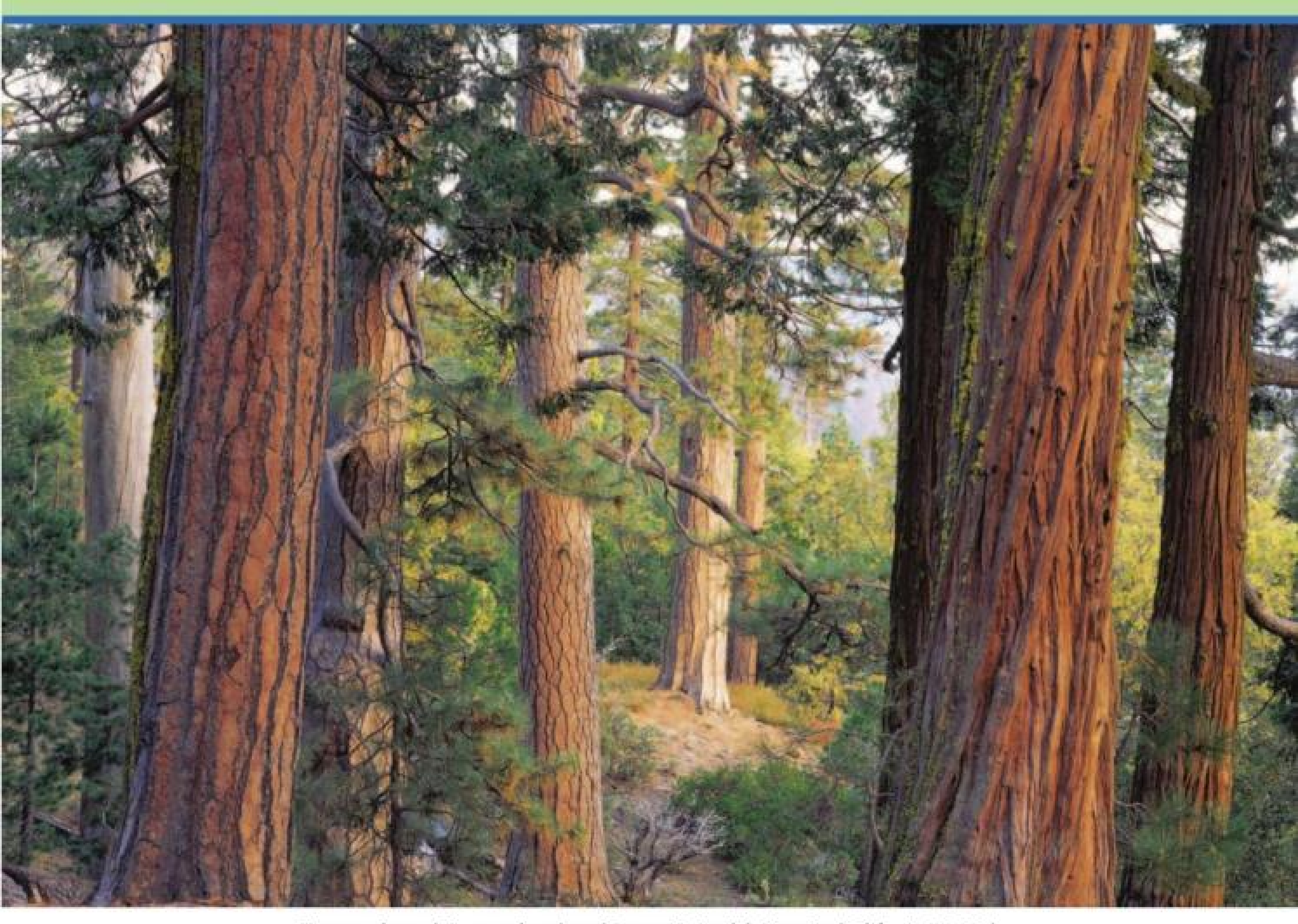
Salvo Tierra, Enrique. *Guía de helechos de la Península Ibérica y Baleares*. Madrid: Ediciones Pirámide, S.A., 1990. Guía de campo con mapas, fotografías y dibujos de los helechos y afines de nuestro territorio.

Kenrick, Paul, y Peter R. Crane. *The Origin and Early Diversification of Land Plants: A Cladistic Study*. Washington, DC: Smithsonian Press, 1997. Un libro bien escrito y detallado sobre las relaciones evolutivas entre las primeras plantas vasculares.

Sacks, Oliver. *Diario de Oaxaca*. Barcelona: National Geographic, 2002. Este libro transporta al lector a una expedición a México para recolectar helechos únicos.

# 22

# Gimnospermas



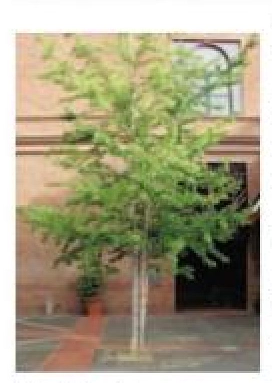
Pinos ponderosa (*Pinus ponderosa*) en el Parque Nacional de Yosemite (California, EE. UU.).

Las Coníferas, como los pinos, las píceas y los abetos, son las Gimnospermas más conocidas. Sin embargo, otros vegetales no relacionados aparentemente con las Coníferas resultan ser también Gimnospermas. El precioso ginkgo (*Ginkgo biloba*) parece una planta con flores, una dicotiledónea latifoliada, aunque en realidad es una Gimnosperma. Cualquiera que realice una excursión por Utah u otros estados del suroeste norteamericano se topará con matorrales arbustivos de *Ephedra* (efedra), que parecen un conjunto de ramitas medio muertas, cuando en realidad son unos parientes de los pinos bastante sanos. En los desiertos de África del Sur crece una Gimnosperma poco común conocida como *Welwitschia mirabilis*, que parece, por decir algo, un lirio mustio con las hojas hechas jirones.


*Ephedra.*

Evidentemente, lo que las Gimnospermas tienen en común no es su apariencia externa. Más bien, lo que las hace similares es producir las denominadas semillas desnudas, que aparecen expuestas en hojas modificadas, en lugar de estar contenidas en frutos. *Gymnos*, en griego, significa «desnudo», mientras que *sperm* significa «semilla». Las Gimnospermas se caracterizan además por poseer estróbilos o piñas. La mayoría de las especies muestran piñas polínicas visibles, que producen muchos granos de polen, y piñas ovulíferas, que producen gran cantidad de semillas. Como veremos más adelante, *Ginkgo biloba* y otras pocas especies presentan hojas y ramas modificadas singulares, que producen piñas polínicas y piñas ovulíferas de una sola semilla protegidas por coberturas carnosas, que las hacen parecer frutos.

Las Gimnospermas tienen muchos usos para el ser humano. Las Coníferas son miembros habituales del paisaje, pero también se emplean en la construcción, en la fabricación de papel y como árboles de Navidad o leña para el fuego. *Ephedra* se ha convertido en un arbusto popular en el paisaje de áreas muy secas, mientras que los ginkgos son árboles que se suelen plantar en las ciudades, porque presentan un bello follaje otoñal de color amarillo y son bastante tolerantes a la contaminación atmosférica. Tanto *Ginkgo* como *Ephedra* poseen usos medicinales. Durante siglos, las semillas de ginkgo se han tostado y utilizado como alivio digestivo en China. Muchas personas creen que el extracto de las hojas de Ginkgo mejora la circulación del cerebro y, en consecuencia, aumenta la memoria. No obstante, algunos estudios recientes arrojan dudas razonables acerca de estas afirmaciones. Durante milenios, también se ha utilizado *Ephedra*, en China, como remedio para la tos. Asimismo, desde hace mucho tiempo ha sido un recurso de los nativos americanos para combatir las molestias digestivas, los dolores de cabeza y las quemaduras. Los colonos del oeste lo empleaban para preparar una bebida energética que llamaban «té mormón». Sus aplicaciones humanas tienen que ver con la producción en la planta de un metabolito secundario, denominado *efedrina*, un compuesto de sabor amargo y repelente de insectos que se utiliza en la industria farmacéutica como descongestionante. Al igual que la mayoría de los metabolitos secundarios de las plantas, la efedrina puede ser peligrosa. En dosis moderadas suprime el apetito y fue empleada como componente de píldoras dietéticas, hasta que se informó de efectos secundarios tales como un aumento de la presión sanguínea, arritmias cardíacas, ataques e ictus apopléticos. La efedrina también puede utilizarse para fabricar metanfetamina, una droga muy peligrosa.


Árbol de *Ginkgo*.


*Welwitschia mirabilis.*

En este capítulo, exploraremos primero la evolución y características generales de las Gimnospermas. A continuación, examinaremos las características distintivas de los cuatro filos existentes: Coniferophyta, Cycadophyta, Ginkgophyta y Gnetophyta. El filo Coniferophyta está compuesto por las Coníferas. El filo Cycadophyta engloba a las plantas parecidas a las palmas o helechos que se conocen comúnmente como *Cicadófitos* o Cícadas. El filo Ginkgophyta sólo comprende una especie viva, *Ginkgo biloba*. Las plantas del filo Gnetophyta, que incluye los géneros *Ephedra*, *Welwitschia* y *Gnetum*, se denominan gnetófitos y son las Gimnospermas más similares a las Angiospermas. Algunos sistemáticos clasifican todas las Gimnospermas dentro del filo Pinophyta, convirtiendo estos cuatro filos en órdenes. El creciente uso de métodos moleculares en la Sistemática Vegetal introducirá sin duda cambios en la visión taxonómica de las Gimnospermas extintas y existentes.



# Introducción a las Gimnospermas

La gran mayoría de las plantas modernas producen semillas y comprenden unas 760 especies de Gimnospermas, y cerca de 250.000 especies de Angiospermas, por lo que no es de extrañar que las semillas nos resulten tan familiares, en especial las de las plantas con flores. Para muchas personas, las semillas son las estructuras reproductoras secas de las hortalizas o flores que se plantan en un jardín. Después de regarlas, las semillas germinan y tras unos días o semanas emerge una plántula. En otros casos, las semillas son un alimento que sirve de aperitivo o que se añade a las ensaladas. Pero lo más importante es que la mayor parte de la alimentación procede directamente del consumo de semillas y frutos de plantas con flores, como el arroz, el maíz y el trigo. Antes de explorar la evolución y características de las Gimnospermas, estudiaremos las ventajas generales de las semillas.

## Las plantas con semillas presentan importantes ventajas selectivas

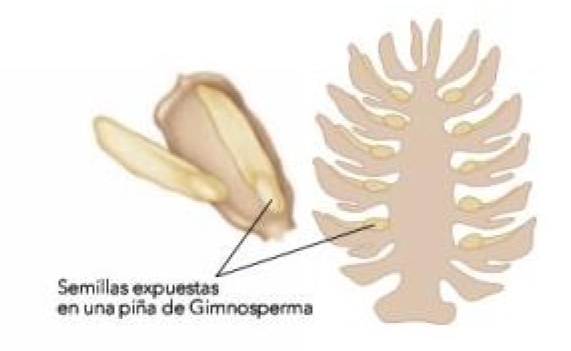
La Figura 22.1 resume la localización de las semillas en las Gimnospermas y en las Angiospermas. Las semillas de las Gimnospermas se forman en la superficie de las hojas o ramas modificadas de las piñas y se encuentran «expuestas», en el sentido de que no están totalmente contenidas en un fruto.

Las semillas de las Gimnospermas son el resultado de una sola fecundación entre la célula espermática o espermatozoide con la ovocélula. Las semillas de las Angiospermas proceden de una doble feundación: una de las dos células espermáticas se une a la ovocélula y la otra a dos núcleos del megagametófito (gametófito femenino). En las semillas de Gimnospermas, el tejido del megagametófito alimenta al embrión en desarrollo. En las semillas de Angiospermas, el endosperma se encarga de la nutrición, el cual se ha formado por la unión de una célula espermática con dos núcleos del megagametófito.

Las semillas evolucionaron relativamente tarde en la historia de la vida vegetal. Durante unos 100 millones de años después del origen de las plantas a partir de las algas verdes, sólo existieron las plantas sin semillas. La evolución de la semilla (una planta embrionaria junto con un suministro de alimento y rodeado de una testa protectora) permitió a los vegetales prosperar en la tierra (*véase* el Capítulo 6). Para las plantas que las producen, las semillas proporcionan el vínculo biológico sexual entre generaciones (el futuro y el pasado). Para tener éxito evolutivamente hablando, un vegetal debe transferir sus genes a la siguiente generación. Las semillas permiten a las plantas hacerlo de manera eficaz, con importantes ventajas selectivas sobre las plantas sin semillas:

- El estado latente de las semillas permite a las plantas con semillas sobrevivir a los períodos prolongados de frío invernal o de sequías.
- La testa de la semilla sirve de barrera contra la descomposición bacteriana o fúngica.
- Las semillas atraen a los animales que se alimentan de ellas, los cuales destruyen algunas, pero dispersan el resto.
- Las semillas contienen alimento para el embrión en desarrollo y la plántula que germinará.

Además de las ventajas de las semillas, las plantas con semillas poseen otras adaptaciones significativas que les facilitan la supervivencia en la tierra:



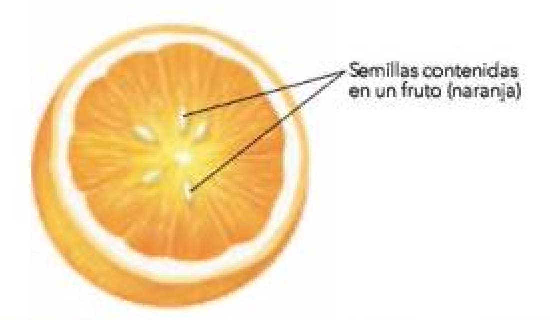




**Figura 22.1. Las semillas de las Gimnospermas están «desnudas», y las semillas de las Angiospermas están dentro de un fruto.**

Las semillas «desnudas» de las Gimnospermas se encuentran expuestas en la superficie de ramas u hojas modificadas. Las semillas «guardadas» de las plantas con flores, o Angiospermas, se forman en el interior del fruto.

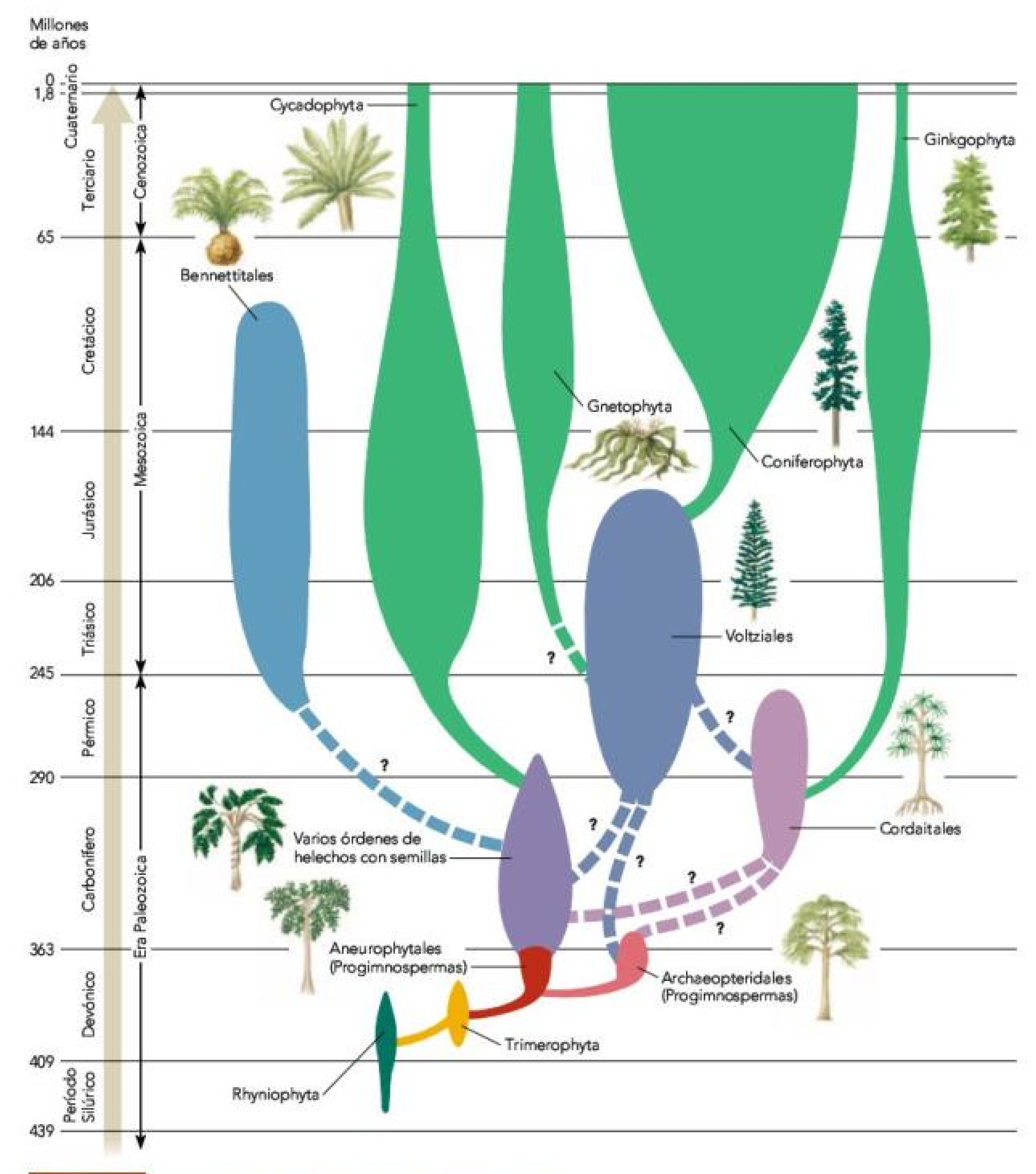



**Figura 22.2.** **Hipótesis de la evolución de las Gimnospermas.**

La evolución de las Gimnospermas implicó al menos a cuatro grupos extintos: Progimnospermas (Aneurophytales y Archaeopteridales), helechos con semillas y dos grupos de Gimnospermas primitivas: Cordaitales y Voltziales. Muchos de los vínculos evolutivos son inciertos.

- Un tubo polínico hueco producido por el microgametófito (gametófito masculino) facilita la llegada de la célula espermática o el espermatozoide a la ovocélula, haciendo posible la fecundación en ausencia de agua externa. Por este motivo, la gran mayoría de las plantas con semillas poseen células espermáticas no flageladas. Las excepciones son unas pocas Gimnospermas: las Cícadas y el *Ginkgo biloba* que tienen espermatozoides.
- Los gametófitos reducen su tamaño y se encuentran protegidos y alimentados en el interior del esporófito.

De manera general, la semilla, el tubo polínico y los gametófitos reducidos, pero protegidos, hicieron posible una radiación adaptativa en la que las plantas con semillas prosperaban en muchos lugares donde las plantas sin semillas no podían hacerlo. A continuación, observaremos algunas de las posibles rutas por las que las Gimnospermas evolucionaron a partir de las plantas vasculares sin semillas. El Capítulo 23 examinará la evolución de las Angiospermas.

## Las Gimnospermas existentes están relacionadas con vegetales extintos de las Eras Paleozoica y Mesozoica

Cuatro grupos de vegetales extintos fueron esenciales en la evolución de las Gimnospermas modernas: Progimnospermas, helechos con semillas y dos grupos de Gimnospermas: Cordaitales y Voltziales. La Figura 22.2 refleja una hipótesis de la evolución de las Gimnospermas durante las Eras Paleozoica y Mesozoica. Como indica la figura, ciertas relaciones evolutivas son inciertas. Las pruebas fósiles son inconclusas en cuanto a si las semillas evolucionaron sólo una o numerosas veces en líneas evolutivas separadas.

Probablemente, los vegetales conocidos como *Progimnospermas* evolucionaran del filo Trimerophyta (Trimerófitos) (Capítulo 21), a mitad del Período Devónico, y permanecieran hasta finales del Período Carbonífero. Las Progimnospermas no producían semillas, pero la presencia de madera las distinguía de los Trimerófitos y de las plantas vasculares sin semillas. Poseían xilema secundario similar al de las Coníferas vivas, y su cámbium vascular producía tanto xilema como floema secundarios. Había dos grupos de Progimnospermas: Aneurophytales y Archaeopteridales, de los cuales ninguno se parecía a las Gimnospermas. Los miembros de Aneurophytales eran homospóricos y presentaban una complicada ramificación tridimensional, como si fueran Trimerófitos con un exceso de crecimiento (Figura 21.5). Éstos dieron origen a los miembros de Archaeopteridales, que poseían hojas planas, parecidas a las de los helechos, con esporangios heterospóricos.

Aneurophytales pudo haber dado origen a un grupo diverso de vegetales conocidos como *helechos con semillas* o *Pteridospermas*, que fueron los precursores de las Cícadas y quizás de Cordaitales y Voltziales. Los helechos con semillas comprendían un conjunto de grupos vegetales no relacionados, que hoy en día se clasifican juntos porque parecen helechos arborescentes; aunque, a diferencia de las Progimnospermas, producían semillas. Estos helechos, que aparecieron a finales del Período Devónico (hace unos 365 millones de años), fueron las primeras plantas con semillas y poseían tegumentos que protegían, en mayor o menor medida, a los megasporangios (Figura 22.3). Al menos, un grupo de helechos con semillas dio origen a las




**Figura 22.3.** **Semillas primitivas.**

Muchas plantas fósiles, en particular los helechos con semillas, producían formas primitivas de semillas. Las ilustraciones de la figura están basadas en restos fósiles. Debe observarse que los megasporangios se encuentran rodeados en mayor o menor medida por tegumentos, los cuales están separados en *Genomosperma kidstonii* y totalmente soldados en *Stamnostoma huttonense*.

Cícadas. Otro podría haber sido el precursor de un grupo extinto de Gimnospermas denominadas *Bennettitales*, que eran parecidas a las Cícadas, en tanto su forma general era del estilo de las palmeras o los helechos. Sin embargo, en ocasiones, Bennettitales poseía microsporófilos y óvulos organizados en estructuras que en cierto modo simulaban flores. Muchos paleobotánicos creen que las plantas con flores y los miembros de Bennettitales poseen un ancestro común, aunque los vínculos evolutivos entre las Gimnospermas y las Angiospermas son dudosos (*véase* el Capítulo 23).

Archaeroptidales podría haber dado origen a Cordaitales y Voltziales. Los miembros de Cordaitales fueron arbustos y árboles típicos de los pantanos y zonas secas de los Períodos Carbonífero y Pérmico. Sus esbeltas hojas, que solían encontrarse en el extremo de ramas cortas, alcanzaban un metro de longitud, y su nervadura era abundante. Cordaitales también contaba con cámbium vascular, y piñas polínicas y ovulíferas separadas. Aparentemente, Cordaitales dio origen al filo Ginkgophyta, que todavía existe. Los miembros de Voltziales, que podrían haber surgido de Archaeopteridales, de los helechos con semillas o de Cordaitales, vivieron durante los períodos Carbonífero, Pérmico, Triásico y Jurásico. Se parecían a una Conífera existente denominada pino de la Isla de Norfolk, que estudiaremos más adelante en el capítulo. Unas agujas cortas dispuestas en espiral cubrían totalmente la longitud y el radio de las ramas. Probablemente Voltziales diera origen a Coniferophyta, y también podría haberlo dado a Gnetophyta.

## En las Gimnospermas y otras plantas con semillas, los gametófitos dependientes se desarrollan dentro del esporófito progenitor

La evolución de las semillas está muy vinculada con la evolución de los esporófilos y de los esporangios en los esporófitos. Con anterioridad al desarrollo de las grandes hojas vascularizadas, conocidas como megáfilos, los esporófitos portaban esporangios en el extremo de las ramas sin hojas conocidas como *telomas* (*véase* el Capítulo 21). Los megáfilos evolucionaron a partir de un grupo de ramas acortadas entre las cuales se desarrollaba tejido. La asociación de los esporangios con las hojas comenzó durante el Período Devónico (hace 409-363 años) y continuó con la evolución de los esporófitos de las plantas vasculares sin semillas, las Gimnospermas, y finalmente con las Angiospermas.

La evolución de las plantas con semillas con gametófitos dependientes, de las plantas sin semillas, que poseen gametófitos separados e independientes, supuso una serie de transformaciones. La mayoría de las formas vegetales intermedias se encuentran extintas, aunque dos precursores clave de la aparición de las semillas son el desarrollo de la heterosporia y la endosporia (*véase* el Capítulo 21).

Las plantas vasculares terrestres originales fueron probablemente homospóricas, en las que un solo tipo de esporangio producía un solo tipo de espora. Esta característica es compartida por la mayoría de las plantas vasculares sin semillas existentes. En contrapartida, todas las plantas con semillas son heterospóricas; producen dos tipos de esporas: micrósporas y megásporas, en dos tipos diferentes de esporangios: microsporangios y megasporangios. La heterosporia tuvo lugar, por primera vez, entre algunas especies de plantas vasculares sin semillas y es evidente en algunas especies existentes, como en el género *Selaginella* y en unos pocos helechos, que no están íntimamente relacionados con las Gimnospermas.

En la mayoría de las plantas sin semillas, tanto extintas como vivas, las esporas germinan para producir gametófitos en el *exterior* de la pared de la espora, lo que se conoce como *desarrollo exospórico* (*véase* el Capítulo 21). Muchas plantas vasculares sin semillas mantienen este tipo de desarrollo del gametófito. Por el contrario, los gametófitos de las plantas con semillas presentan *desarrollo endospórico*; es decir, crecimiento en el *interior* de la espora, un proceso también notorio en unas pocas plantas vasculares sin semillas, incluida *Selaginella*. La ventaja selectiva del desarrollo endospórico puede ser que protege al gametófito en desarrollo de la desecación, a la vez que le aporta nutrición e hidratación.

Aunque las plantas con semillas comparten las características de la heterosporia y el desarrollo endospórico con las plantas sin semillas, las que tienen semillas son únicas porque el crecimiento de las esporas para convertirse en gametófitos, la fecundación y el desarrollo inicial del embrión del esporófito se producen en el interior del esporófito progenitor. Como mencionamos antes, esta ubicación ofrece una protección y nutrición mayores al embrión del esporófito en desarrollo. Por su parte, las plantas sin semillas liberan las esporas en su entorno, y todos estos procesos tienen lugar en el exterior del esporófito progenitor.

La Figura 22.4 esquematiza las diferencias de la alternancia de generaciones en las plantas con semillas y en las plantas sin semillas. En los Briófitos (*véase* el Capítulo 20), y las plantas vasculares sin semillas (*véase* el Capítulo 21), cada embrión esporofítico es dependiente y crece fuera de la planta gametofítica independiente. El esporófito sigue dependiendo del gametófito para la alimentación, el agua

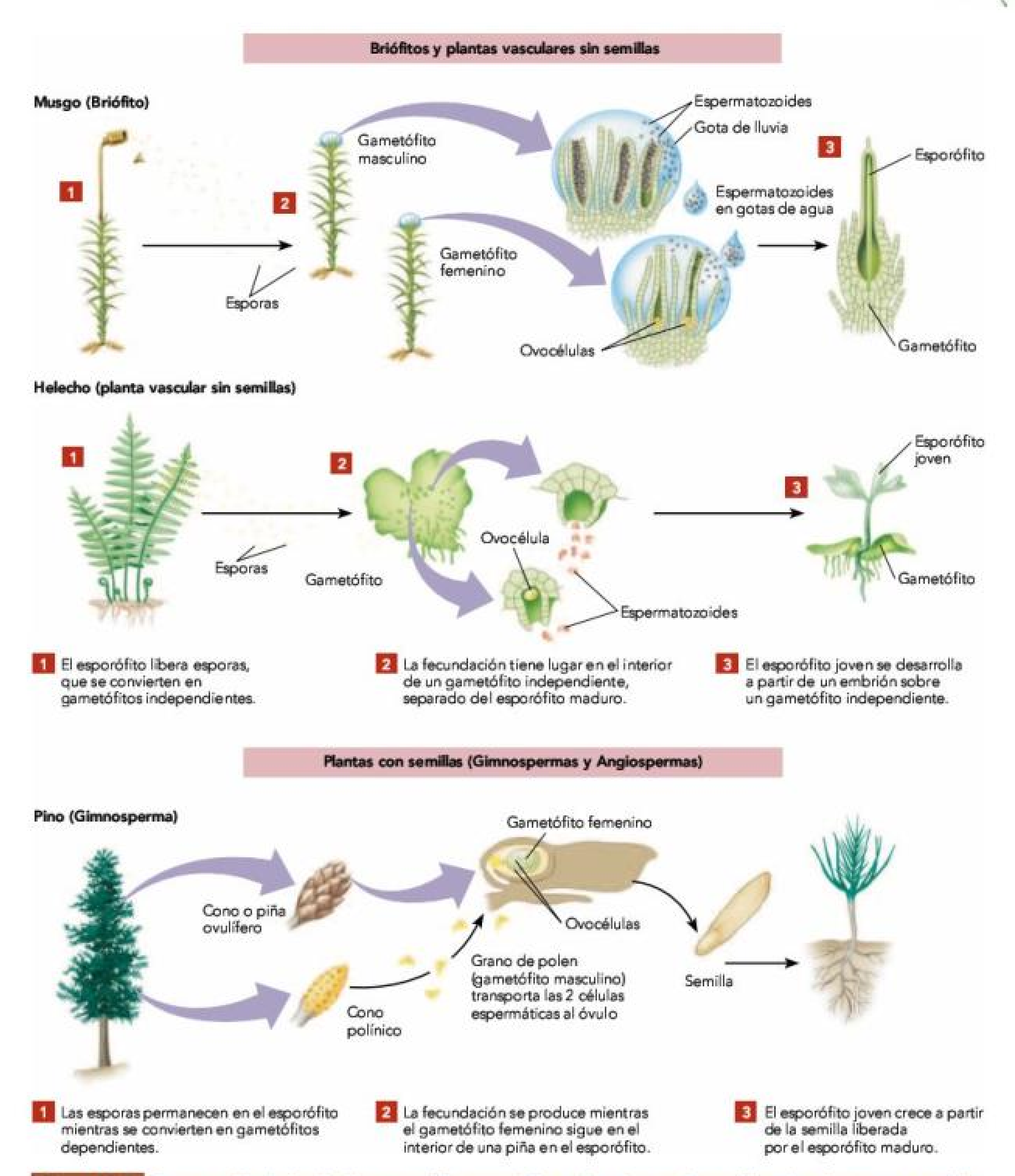



**Figura 22.4.** **Comparación de la relación gametófito-esporófito en las plantas sin semillas y las plantas con semillas.** Al contrario que los dos grupos de plantas sin semillas (Briófitos y plantas vasculares sin semillas), los gametófitos de las plantas con semillas, como los de las Gimnospermas, dependen del esporófito maduro.

y el sostén a lo largo de su vida. Por el contrario, los gametófitos de las plantas con semillas son dependientes del esporófito y permanecen unidos a él. Dentro del megagametófito, se desarrolla el embrión del esporófito a partir de una ovocélula fecundada por el esperma. El embrión se convierte en parte de una semilla, que está compuesta por un embrión, una testa y una reserva de alimento. La semilla no suele ser liberada hasta que el desarrollo del embrión se completa. Después de su liberación, la semilla puede germinar y convertirse en un esporófito independiente.

## El ciclo vital del pino ilustra las características básicas de la reproducción de las Gimnospermas

Aunque la reproducción asexual se da en unas pocas especies de Gimnospermas, especialmente en las sequoyas, la reproducción sexual es la norma en la mayoría de Gimnospermas. Dado que el grueso de las especies actuales son Coníferas, nos centraremos en el ciclo vital del pino (Figura 22.5). Al igual que la mayor parte del resto de las Gimnospermas, las Coníferas son polinizadas por el viento. En algunas especies de Gimnospermas, los conos polínicos y ovulíferos se encuentran en pies separados. Los pinos y otras Coníferas poseen ambos tipos de estróbilos en cada pie de planta. Los conos o piñas ovilíferas, también conocidas como seminíferas o femeninas, suelen aparecer en las ramas más altas. Los conos polínicos, también conocidos como *conos masculinos*, suelen aparecer en las ramas más bajas. Esta disposición promueve la polinización cruzada, la transferencia de polen de un vegetal a otro, pues el polen que lleva el viento no suele transportarse desde la parte inferior hasta la parte superior del mismo árbol.

Los conos o piñas ovulíferos de las Coníferas suelen ser más complejos que los polínicos. En ocasiones, éstos se denominan *conos simples*, pues cada uno consta de microsporófilos dispuestos en espiral y unidos directamente a un eje central. Cada microsporófilo, conocido más comúnmente como *escama*, posee dos microsporangios, que contienen polen, en su cara inferior. Las complejas piñas ovulíferas, que son características de los pinos y de la mayoría de las Coníferas, se denominan ocasionalmente *compuestos*, ya que se componen de un eje central y de ramas modificadas dispuestas en espiral denominadas *complejos semilla-escama*, también conocidos como *complejos bráctea-escama*. Cada complejo semilla-escama consta de una bráctea estéril (háctea tectriz) y una *escama ovulífera*, que está compuesta por megasporófilos soldados. Cada escama ovulífera porta dos óvulos en su superficie. Cada óvulo lo contiene un megasporangio, que en las plantas con semillas también se denomina **nucela** (del latín *nucella*, «nuez pequeña»), rodeado por un gran tegumento producido por el esporófito. Los granos de polen pueden introducirse a través de una pequeña abertura en el tegumento, denominado **micrópilo** (del griego *pyle*, «puerta»).

Al describir el ciclo vital del pino, comenzaremos por los acontecimientos en el cono polínico, como se muestra en el centro de la Figura 22.5. Como sucede con todas las plantas con semillas, no se produce desarrollo de anteridios. A diferencia de un anteridio, que contiene gran cantidad de espermatozoides unicelulares, cada microsporangio contiene varios cientos de **microsporocitos**, también conocidos como *células madre de las micrósporas*. Cada microsporocito experimenta meiosis y produce cuatro micrósporas haploides. Cada micróspora da origen entonces a un microgametófito (un grano de polen con cuatro células), que se desarrolla de forma endospórica. Dos de las células, conocidas como *células protálicas*, no poseen una función conocida. Una tercera célula se denomina *célula generativa* porque dará lugar a una célula pedicular estéril, así como a lo que se conoce como *célula generativa*, que con el tiempo produce dos células espermáticas. La cuarta célula se denomina *célula del tubo* porque producirá el tubo polínico, que es un conducto que facilita la llegada de las células espermáticas a la ovocélula en ausencia de agua. En consecuencia, la producción de polen es un cambio evolutivo trascendente. Cada grano de polen cuenta con dos sacos aeríferos que funcionan como «flotadores». El polen amarillento del pino se produce y se dispersa, durante la primavera, y viaja con el viento cubriendo todo lo que toca.

El polen aterriza en gotas de fluido producidas por cada óvulo en cada escama ovulífera. Cuando la gota de la polinización se evapora, el polen entra en contacto con el megasporangio, a través del micrópilo, y entonces germina. A menudo, germina más de un grano de polen en cada megasporangio. La germinación estimula el desarrollo del megagametófito, como se observa en la parte derecha de la Figura 22.5. Aproximadamente un mes después de la polinización, el **megasporocito**, también conocido como *célula madre de la megáspora*, se divide mediante meiosis para producir cuatro megásporas. Generalmente, sólo se desarrolla y se convierte en megagametófito la megaspora más lejana al micrópilo, mientras que las otras tres megásporas degeneran. Cuando el megagametófito se acerca a la madurez, lo que tarda cerca de un año en los pinos, se suelen formar entre dos y cinco arquegonios cerca del micrópilo. La producción de arquegonios, cada uno de los cuales contiene una única ovocélula, es característico de las

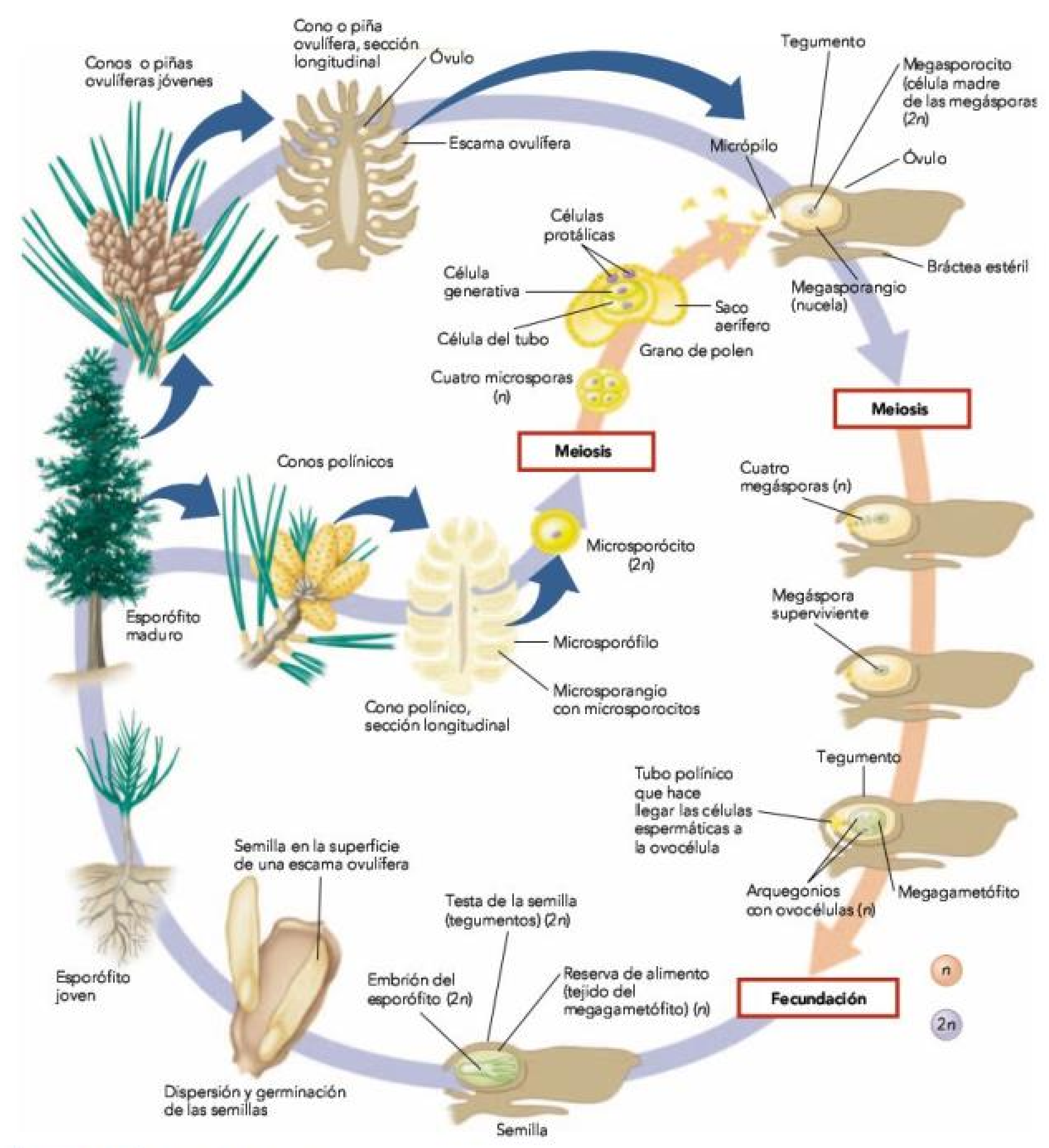



**Figura 22.5.** Ciclo vital del pino.

Gimnospermas, incluidas las Coníferas, Cícadas, *Ginkgo biloba* y *Ephedra*. Los arquegonios son una característica más primitiva, que las Gimnospermas comparten con las plantas sin semillas. En las Angiospermas y unas pocas Gimnospermas, *Welwitschia* y *Gnetum*, los megagametófitos no producen arquegonios.

Mientras el megametófito se desarrolla en el interior del megasporangio, cada grano de polen forma un tubo polínico que crece a través del megasporangio. El desarrollo completo de un tubo polínico, que contiene dos células espermáticas, tarda cerca de un año. Al igual que en todas las Gimnospermas, excepto en las Cícadas y *Ginkgo biloba*, el esperma no es flagelado. Unos 15 meses después de la polinización, tiene lugar la fecundación, cuando a través del tubo polínico llegan dos células espermáticas a un arquegonio. Después de que una de éstas células fecunda a la ovocélula, la otra degenera. Puesto que normalmente existen múltiples tubos polínicos, se fecundan otros tantos arquegonios e, inicialmente, se desarrolla más de un embrión, un fenómeno conocido como **poliembrionía**. Por lo general, sobrevive un embrión, debido a que es más fuerte o se encuentra mejor situado para nutrirse. El embrión de pino no es curvado y posee muchos cotiledones. Cada semilla suele contener sólo un embrión, una reserva de alimento de tejido del megagametófito y una testa (lo que previamente era el tegumento). No obstante, como resultado de la poliembrionía, un pequeño porcentaje de semillas de pino cuentan con más de un embrión, por lo que suelen producir más de una plántula cuando la semilla germina.

Una piña ovulífera de pino se vuelve bastante leñosa a medida que madura. Las escamas crecen cerradas tras la polinización y permanecen así mientras la piña madura. Las semillas son esparcidas en el segundo otoño posterior a la polinización. Las semillas de pino poseen sacos aeríferos que las ayudan a transportarse con el viento. Con frecuencia, las semillas son liberadas por animales que tratan de comérselas o por la edad, cuando las piñas comienzan a pudrirse. Algunos pinos, como *Pinus contorta*, necesitan de mucho calor para que las semillas sean liberadas. En consecuencia, los incendios forestales crean el medio soleado que las plántulas de pino necesitan y liberan las semillas de las piñas, de manera que pueden germinar en un lugar apropiado. En los parques y bosques nacionales de EE.UU., los incendios controlados eliminan la acumulación de matorrales, árboles muertos y otros materiales combustibles; se colabora así en asegurar bosques «saludables», una situación más frecuente antes de la llegada del ser humano.

## Repaso de la sección

1. **¿Cuáles son las ventajas selectivas importantes de las semillas?**
2. **¿Qué son las Progimnospermas? ¿Cuál podría ser su relación evolutiva con las Gimnospermas modernas?**
3. **Describe de manera general en qué se diferencian la reproducción de las plantas con semillas y la de las plantas sin semillas.**
4. **Explica por qué la alternancia de generaciones es evidente en el ciclo vital del pino.**

# Tipos de Gimnospermas actuales

Las Gimnospermas fueron las plantas dominantes en la Era Mesozoica, pero en la Era Cenozoica ya habían sido reemplazadas en muchos ambientes por las plantas con flores. Los cuatro filos de Gimnospermas supervivientes varían mucho en apariencia y en hábitat.

## El filo Coniferophyta comprende las Coníferas, que son los árboles dominantes en los bosques de climas más fríos

Aunque la palabra *Conífera* significa «portadora de conos», debemos tener en cuenta que todas las Gimnospermas poseen conos (piñas, estróbilos). Los miembros del filo Coniferophyta, las Gimnospermas más comunes, comprenden unos 50 géneros de árboles con aproximadamente 550 especies en todo el mundo, fundamentalmente en el Hemisferio Norte. La Tabla 22.1 aporta una muestra de la diversidad de Coníferas.

Las Coníferas incluyen gran parte de vegetales más altos y grandes del mundo. Entre los más altos están las secuoyas costeras (*Sequoia sempervirens*), que crecen principalmente en los estados de California y Oregón (*véase* el Capítulo 3). La secuoya que ostenta el récord es la conocida como «Gigante de la Estratosfera», y alcanza los 112,34 metros. Por otro lado, el árbol más grande es una secuoya gigante (*Sequoiadendron giganteum*), que se encuentra en el *Sequoia National Park* de California. Este árbol, conocido como «General Sherman», mide 31 metros de circunferencia máxima y se calcula que pesa 6.028 toneladas métricas. El «General Sherman» contiene madera suficiente como para fabricar más de 100 casas de tres habitaciones[1], y de hecho, a finales del siglo XIX, la mayoría de las secuoyas gigantes fueron taladas para obtener madera industrial. Los pocos bosquetes que restan se encuentran protegidas en el interior de parques nacionales.

[1] Se debe tener en cuenta que las casas en Estados Unidos suelen construirse con madera.

**Tabla 22.1 Una muestra de la diversidad de Coníferas**

| Género | Nombre común | Comentarios |
|---|---|---|
| *Abies* | Abeto | Follaje suave o espinoso, piñas verticales |
| *Araucaria* | Araucaria, Pino de la Isla de Norfolk | Propio del Hemisferio Sur |
| *Cedrus* | Cedro | Nativo del norte de África, Oriente Medio y el Himalaya; las hojas son acículas que forman densos grupos |
| *Cupressus* | Ciprés | En su mayoría forman arbustos o árboles pequeños; piñas subesféricas |
| *Juniperus* | Enebro, Sabina | Fuente del aromatizante de la ginebra |
| *Larix* | Alerce | Caducifolio |
| *Metasequoia* | Metasecuoya, secuoya del alba | Fósil viviente originario de China |
| *Picea* | Abeto | Follaje espinoso, piñas colgantes |
| *Pinus* | Pino | Hojas aciculares únicas entre las Coníferas |
| *Podocarpus* | Podocarpo | Planta ornamental procedente del Hemisferio Sur |
| *Pseudotsuga* | Abeto de Douglas | Madera común para la construcción |
| *Sequoia* | Secuoya costera | Árbol más alto |
| *Sequoiadendron* | Secuoya gigante | Árbol más grande |
| *Taxodium* | Ciprés calvo, ciprés de los pantanos | Caducifolio, habita en los pantanos del sudeste de Estados Unidos |
| *Taxus* | Tejo | Fuente de taxol, un medicamento contra el cáncer |
| *Tsuga* | Tsuga | No se trata de la hierba venenosa que mató a Sócrates |

La madera de Coníferas se denomina *madera blanda*, porque se corta y se clava con facilidad. Muchas especies de Coníferas, como el pino de Oregón o Abeto de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*), son fuentes importantes de la madera de construcción. Anatómicamente, la madera blanda carece de fibras y sus paredes celulares son más finas que las de la madera de la mayoría de los árboles de Angiospermas, la cual se conoce comúnmente como *madera dura*. Las células conductoras del xilema de las Coníferas, como las de casi todas las Gimnospermas, sólo constan de traqueidas. Las Coníferas producen resina, que se mueve por el vegetal a través de conductos exclusivos y ayuda a proteger a los árboles de cualquier ataque, aunque muchas Coníferas siguen siendo vulnerables a los organismos causantes de enfermedades y a los herbívoros (*véase* el cuadro *Biotecnología* en la página 535).

Las Coníferas suelen ser las especies dominantes en las zonas altas, en las regiones donde los inviernos son largos y fríos, generalmente caracterizados por vientos secos, como en el norte de Estados Unidos y en países de latitudes más elevadas, como Canadá, Suecia y Rusia. En estas áreas, las Coníferas poseen varias ventajas selectivas sobre las plantas con flores, en lo que respecta a la tolerancia del clima frío y del viento seco. Puesto que carecen de vasos, por ejemplo, no están abocadas a una interrupción permanente del flujo de agua por congelación. Asimismo, las hojas de las Coníferas son estrechas y normalmente aciculares, a diferencia de los limbos más anchos comunes de las plantas con flores. Estas hojas más estrechas exponen menos superficie al aire y son, por tanto, menos sensibles a los daños por congelación o por el viento seco. Los estomas son profundos, luego pierden agua con menor facilidad (Figura 22.6). Por debajo de la epidermis se localiza una zona conocida como *hipodermis*, que posee células con paredes gruesas que impiden la pérdida de agua. Al igual que en la mayoría de plantas con flores, la epidermis en sí posee una capa externa cerosa.

Varias características anatómicas de las hojas de las Coníferas conducen el agua de manera eficaz hacia el mesófilo fotosintético. Sus haces vasculares se encuentran rodeados por una endodermis, que impide la pérdida de agua al controlar el transporte de agua y de minerales a través de las membranas celulares. Entre los haces vasculares y la endodermis, una región de tejido de transfusión mueve el líquido eficazmente hacia el interior del mesófilo (Figura 22.6).

Las hojas de las Coníferas son simples, en lugar de compuestas, y aparecen solas o en grupos denominados *fascículos*. Las hojas que se encuentran en la parte superior de las Coníferas más altas suelen ser más cortas y más

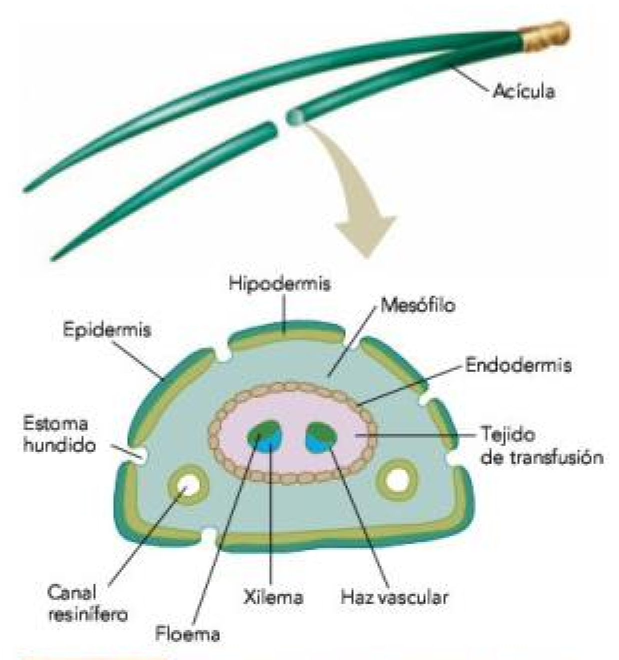



**Figura 22.6.** **Adaptaciones de una acícula contra la sequía.**

Los estomas hundidos de las acículas de los pinos, la gruesa epidermis, la hipodermis, la endodermis que rodea el haz vascular y el tejido de transfusión son adaptaciones que evitan la pérdida de agua.

redondeadas, vistas en una sección transversal, que las que se encuentran más abajo. Las hojas de las Coníferas pueden permanecer activas fotosintéticamente entre dos y casi 50 años, hasta que caen al suelo forestal. Los pinos y la mayoría del resto de las Coníferas mantienen las hojas individuales durante un mínimo de entre dos y cinco años, causando la impresión óptica de que son perennifolias. No obstante, las hojas más viejas caen gradualmente, y cada año aparecen hojas nuevas en las puntas de las ramas. Algunas Coníferas son caducifolias, como el alerce (*Larix*), el ciprés calvo (*Taxodium distichum*) y la metasecuoya (*Metasequoia glyptostroboides*) (Figura 22.7).

Los esporófilos de las Coníferas se localizan en las piñas (conos), que son brotes dispuestos en espiral compuestos por hojas y ramas modificadas. Los conos polínicos suelen medir unos pocos centímetros de longitud, y los esporófilos son finos. Las piñas ovulíferas suelen ser leñosas y pueden alcanzar hasta 60 centímetros de longitud.





**Figura 22.7.** ***Metasequoia*, una Conífera caducifolia.**

*Metasequoia glyptostroboides* (metasecuoya o secuoya del alba) se consideraba extinta hasta que, en 1944, se descubrió un espécimen al sur del centro de China. En 1948, una expedición descubrió alrededor de 10.000 árboles vivos en un bosque aislado. Estos árboles, que pueden alcanzar hasta 45 metros de altitud, son vestigios de los enormes bosques de *Metasequoia* que vivieron hace entre 15 y 100 millones de años. *Metasequoia* fue en un tiempo la Gimnosperma más común en los bosques de Norteamérica.

BIOTECNOLOGÍA

## Mejora y protección de los árboles

Como resultado de la disminución del tamaño de los bosques de la Tierra y de la creciente necesidad de madera, merece la pena, económicamente hablando, desarrollar árboles con una mejor calidad de ésta. Los científicos estudian un abanico de técnicas, entre las que se encuentran el manejo tradicional y la Ingeniería Genética.

Uno de los principales objetivos ha sido mejorar la resistencia a enfermedades e insectos. Los árboles resistentes a una determinada enfermedad pueden seleccionarse y utilizarse en experimentos de mejora, para transferir los genes útiles a una población mayor. Como los árboles tardan tanto en madurar, gran parte de los primeros intentos para la mejora de los árboles se han centrado en los métodos de clonación. Si se localiza un árbol especialmente valioso, el medio más eficaz para utilizar sus características peculiares es el de realizar muchas copias del árbol, idénticas genéticamente, y utilizarlas para plantar nuevos bosques. La Ingeniería Genética también puede ser importante, como, por ejemplo, cuando se añaden los genes que podrían conferir resistencia a una enfermedad a los cromosomas de las especies susceptibles. Existe además otra técnica empleada para proteger las tsugas (especies *Tsuga*), que son unas Coníferas forestales de gran belleza e importancia en el este de Estados Unidos y en Canadá. En algunas partes de Nueva Inglaterra, la tsuga es la especie forestal dominante, con rodales que superan los 400 años de edad. No obstante, los árboles se encuentran amenazados por el pulgón de la tsuga, un insecto parecido a un áfido que fue introducido desde Japón en la década de 1920. Los insectos chupan la savia de las ramas jóvenes, matando así poco a poco el árbol. Hoy en día, cerca de la mitad del área del árbol en Estados Unidos se encuentra infectada, e incluso estos árboles han sido totalmente eliminados de muchas regiones. Actualmente, los científicos experimentan con el uso de un escarabajo de Japón, *Pseudoscymnus tsugae*, como agente biológico de control, pues se alimenta del pulgón.

Entre tanto, se emplean la selección tradicional y la Ingeniería Genética para mejorar la calidad de los productos de la madera. Un ejemplo de Ingeniería Genética es el intento de reducir el contenido en lignina para mejorar la producción de papel. La lignina, que refuerza y endurece la madera, no es conveniente para la fabricación de papel, pues debe separarse de las fibras de celulosa empleando tratamientos químicos que contaminan el agua. Al añadir dos genes que alteran la biosíntesis de la lignina, se ha logrado, mediante Ingeniería Genética que los álamos temblones cuenten con la mitad del contenido normal en lignina y un 30% más de celulosa. La tsuga y otras Coníferas, como la picea blanca, son también fuentes importantes de pulpa de madera, por lo que las variedades con una reducción de la lignina serían muy provechosas. No obstante, los expertos en medio ambiente temen que la combinación genética pueda escaparse hacia la naturaleza, con el consiguiente descenso de la resistencia de la madera y graves efectos en los árboles nativos. Asimismo, señalan que las fuentes alternativas de pulpa de madera, como el kenaf (*véase* el Capítulo 5), no contienen lignina. En resumen, los forestales deben sopesar los posibles efectos ecológicos de la Ingeniería Genética.



Pulgón de la tsuga y el escarabajo que se alimenta de él.

Con todo, algunas Coníferas producen estructuras portadoras de semillas que parecen bayas carnosas más que piñas. Por ejemplo, en los enebros y las sabinas, las escamas de las piñas ovulíferas encierran a las semillas (Figura 22.8). Las escamas soldadas del enebro adoptan varios colores, según la especie. En el tejo, una cobertura carnosa, denominada *arilo* (del latín *arillus*, «semilla de uva»), rodea parcialmente cada óvulo (Figura 22.9a). Las semillas de los Podocarpos, un grupo de Coníferas del Hemisferio Sur, presentan un óvulo totalmente cubierto en la parte supe-



**(a)** Conos ovulíferos del enebro común.



**(b)** Conos ovulíferos de un ciprés.

**Figura 22.8. Piñas ovulíferas en el enebro y el ciprés.**

En los conos ovulíferos de algunas Coníferas, como el enebro, las escamas carnosas cubren totalmente las semillas lo que hace que la piña parezca más bien una baya. En el ciprés las escamas leñosas se abren.



**(a)**



**(b)**

**Figura 22.9. Coberturas carnosas de las semillas en el tejo y el podocarpo.**

En las Coníferas como el tejo y *Podocarpus*, el óvulo se encuentra cubierto por una estructura carnosa, en forma de copa, en lugar de por escamas. **(a)** En el tejo, la cobertura es roja y se conoce como *arilo*. **(b)** El óvulo blanco de *Podocarpus* se asienta sobre una estructura carnosa de color purpúreo que atrae a las aves que dispersan las semillas.

rior de una gran estructura fructífera (Figura 22.9b). Sin embargo, todas las estructuras de Gimnospermas que parecen frutos son en realidad semillas con coberturas que surgen de los tegumentos. Por su parte, los frutos proceden de ovarios, los cuales sólo se encuentran en las plantas con flores.

Aunque la mayoría de las especies de Coníferas se localizan en las regiones más frías del Hemisferio Norte, los miembros de la familia conocida como Araucariaceae son originarios del Hemisferio Sur. El género *Araucaria* es común en las regiones cálidas de Sudamérica, el sur de Asia, y Australia, y son una importante fuente de madera para la construcción y como combustible. La mayor parte de las especies de *Araucaria* presentan pies separados, productores de polen y de semillas. Algunas de ellas, en especial el «pino» de la Isla de Norfolk (*Araucaria heterophylla*) han sido cultivadas extensamente en todas partes. El árbol, que debe su nombre a una isla cercana a Nueva Zelanda, es una planta de interior y se planta al exterior en jardines

## EL FASCINANTE MUNDO DE LAS PLANTAS

### El pino de *Wollemi:* un fósil viviente

El pino de *Wollemi* (*Wollemia nobilis*) es una gran Conífera cuyo tronco alcanza un diámetro de más de un metro en la madurez. El pino, que se conocía a través de fósiles de 150 millones de edad, sólo fue descubierto recientemente con vida en Australia. En 1994, David Noble, un empleado del «Servicio de Parques Nacionales y Vida Natural de Nueva Gales del Sur», se encontraba paseando por el *Wollemi National Park*, al noroeste de Sidney, cuando observó, en una garganta cerrada, un conjunto de 40 árboles que no supo reconocer. Con el tiempo, se descubrieron tres pequeñas parcelas de plántulas creciendo en salientes alimentados por la lluvia.



Pinos de *Wollemi* en un vivero.

Paradójicamente, *Wollemi* es una palabra aborigen que significa «mira a tu alrededor». El pino de *Wollemi* es pariente del pino de la Isla de Norfolk y representa un tercer género de la familia Araucariaceae. Este pino se ha cultivado ahora en viveros a partir de semillas, y se están haciendo esfuerzos para conservar las pequeñas poblaciones existentes. Algunos de los árboles podrían tener más de 1.000 años. El descubrimiento de esta población de árboles vivos pone de manifiesto la importancia de los parques nacionales y reservas naturales que conservan la diversidad biológica en todo el mundo.

de zonas libres de heladas, generalmente próximas a la costa (Figura 22.10). Mientras que como planta de interior raramente crecen más de un metro, los árboles que crecen en la naturaleza pueden sobrepasar los 50 metros de altura. Otra especie de cultivo frecuente es el pehuén (*Araucaria araucana*), que posee hojas cortas y afiladas que rodean las ramas, y que en los árboles jóvenes cubren el tronco (Figura 22.11). Otra especie, *Araucaria angustifolia*, cuenta con varios nombres comunes, como árbol candelabro o pino Paraná. La urraca azul es muy conocida por su costumbre de retirar las semillas de las piñas de este árbol: se come algunas y planta las restantes en el suelo.

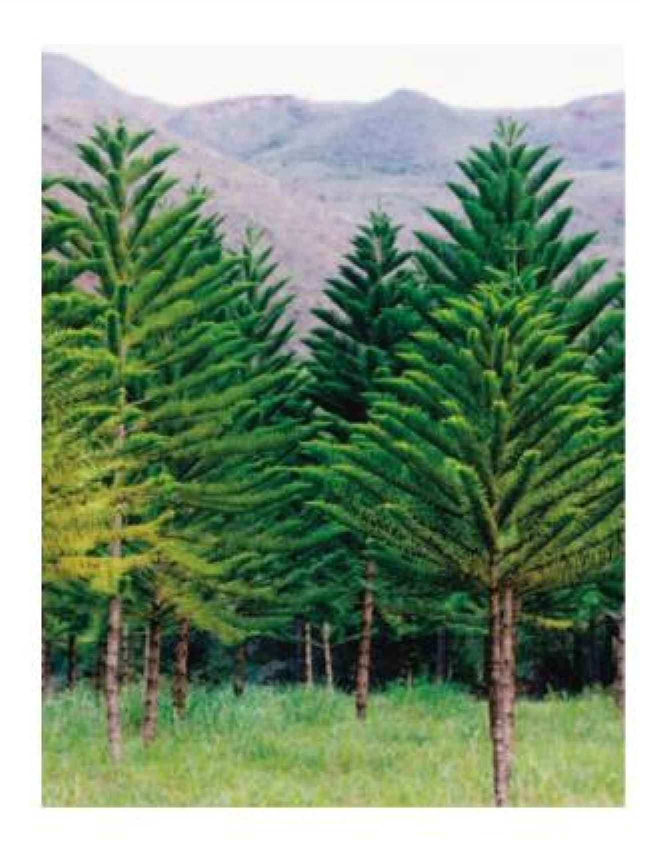


**Figura 22.10.** Pino de la Isla de Norfolk (*Araucaria heterophylla*).

El pino de la Isla de Norfolk, que en Estados Unidos se planta en macetas como una típica planta de interior, es un importante árbol forestal en el Hemisferio Sur.





**Figura 22.11.** Pehuén (*Araucaria araucana*).
Hojas afiladas y puntiagudas rodean al tallo. La fotografía de este árbol se tomó en el Parque Nacional de Conguillo, en Chile.

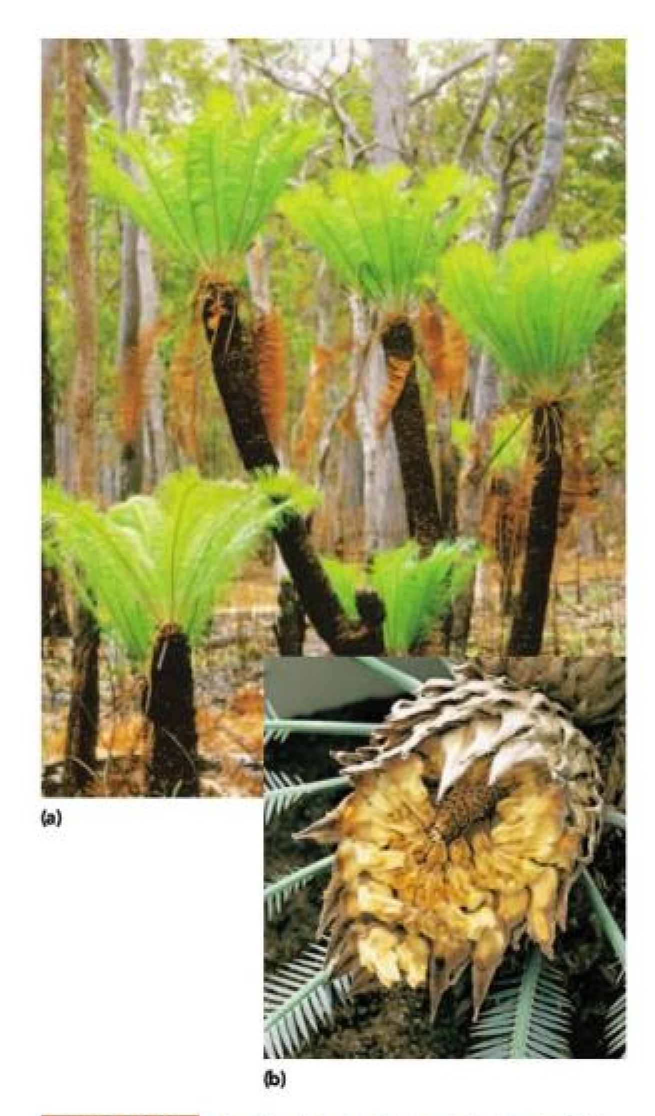
Durante la Era Mesozoica, era común encontrar vastos bosques de Araucarias. Desde entonces, los miembros de esta familia han sido desplazados por las plantas con flores de muchos de sus antiguos enclaves, y la actividad humana amenaza ahora a algunas especies. Con todo, una noticia buena es que recientemente se han descubierto en Australia varias arboledas de pinos de *Wollemi* (*Wollemia nobilis*), que se consideraba extinto (*véase* el cuadro *El fascinante mundo de las plantas* en la página 537).

## El filo Cycadophyta incluye las Cícadas, parecidas a los helechos arborescentes o a las palmeras

Los Cicadófitos o Cícadas constituyen el segundo mayor grupo de Gimnospermas, y las Cícadas actuales consisten en 11 géneros y 140 especies. Las Cícadas, cuyas hojas parecen frondes o palmeras, se suelen confundir con los helechos o las palmeras con flores, en lugar de reconocerse como parientes de las Coníferas. Al igual que las Coníferas y otras Gimnospermas, las Cícadas poseen estróbilos, aunque éstos suelen ser mayores que los de las Coníferas: llegan incluso a alcanzar varios metros de longitud (Figura 22.12). A diferencia del grueso de especies de Coníferas, cuyos estróbilos polínicos y ovulíferos se encuentran en el mismo árbol, todas las especies de Cícadas cuentan con pies separados unos productores de polen y otros de semillas. Los estróbilos polínicos y los ovulíferos son grandes, y estos últimos son, en muchas especies, polinizados por escarabajos; un ejemplo de polinización por parte de los insectos, característica de las plantas con flores. Los espermatozoides de las Cícadas, al contrario que las células espermáticas de la mayoría de las Gimnospermas, son flagelados y nadan la corta distancia hasta la ovocélula, rompiendo el tubo polínico para producir la fecundación. Las Cícadas más altas alcanzan los 15 metros, aunque muchas presentan troncos cortos. Éstos están cubiertos de bases foliares escamosas que se disponen en espiral. Las especies existentes son vestigios de una diversidad mucho mayor existente durante la Era Mesozoica (hace entre 245 y 65 millones de años), la cual no sólo recibe además el nombre de Era de los Dinosaurios, sino también el de Era de las Cícadas.

## El filo Ginkgophyta contiene una especie aún existente

La única especie viva del filo Ginkgophyta es el Ginkgo (*Ginkgo biloba*), que vimos en la introducción del capítulo. Puede alcanzar los 30 metros de altura, y sus hojas tienen forma de abanico, con dos lóbulos, lo que las asemeja



(a)

(b)

**Figura 22.12.** **Las Cícadas producen polen llamativo y conos ovulíferos.**

(a) Cícada (*Lepidozamia hopei*) en North Queensland, Australia.
(b) Un cono femenino de Cícada.



(a) Hojas de *Ginkgo*.



(b) Estróbilos de *Ginkgo* en un árbol productor de polen.



(c) Semillas carnosas de *Ginkgo*.

**Figura 22.13.** ***Ginkgo biloba.***

al helecho «culantrillo de pozo» (Figura 22.13). Las hojas de las plántulas o de los vástagos largos están muy lobuladas, mientras que la mayoría de las hojas en las ramas laterales cortas apenas lo están. Los Ginkgos supervivientes parecen no haber cambiado con respecto a los fósiles de hace 150 millones de años. Probablemente, estos árboles se hubieran extinguido si no se hubieran cultivado en los monasterios chinos durante siglos, si no milenios. Como en las Cícadas, el grano de polen germina y crece en el megasporangio. Los megagametófitos dan origen a semillas

carnosas que parecen pequeñas ciruelas. Estos llamados frutos son bastante diferentes, anatómicamente hablando, de los frutos verdaderos de las Angiospermas, pues su carne es simplemente una testa, y no un ovario que rodea una semilla.

Al igual que las Cícadas y los Gnetófitos, *Ginkgo* presenta pies de plantas separados productores de polen y semillas. En Europa, estos árboles suelen utilizarse como elementos ornamentales en jardinería (generalmente sólo se emplean los árboles productores de polen, pues las semillas de *Ginkgo* contienen un ácido que huele a mantequilla rancia). No obstante, en Asia, se cultivan más árboles productores de semillas, ya que éstas son populares en algunas cocinas. Para preparar las semillas comestibles, se retiran las dos capas externas del tegumento, y se asa y abre un tegumento o grano duro interno. Lo que se come es el embrión y el megagametófito.

## El filo Gnetophyta engloba tres géneros diferentes, localizados en bosques tropicales o en desiertos

Los miembros del filo Gnetophyta, conocidos como Gnetófitos, comprenden 70 especies divididas en tres géneros: *Ephedra*, *Gnetum* y *Welwitschia*. Con la salvedad de unas pocas especies de *Ephedra*, cada especie de Gnetófitos presenta individuos o pies separados productores de polen y de semillas. En cuanto a su apariencia externa, los tres géneros se diferencian con claridad, pero se incluyen en la misma categoría, debido a evidencias moleculares y al hecho de que cuentan con más características propias de las Angiospermas que otras Gimnospermas. Uno de estos caracteres es la presencia de vasos, además de las traqueidas. El resto de las Gimnospermas sólo posee traqueidas. Asimismo, *Welwitschia* y *Gnetum* son similares a las plantas con flores porque no poseen arquegonios, y algunas especies de *Ephedra* y *Gnetum* son los únicos vegetales aparte de las Angiospermas que experimentan una fecundación doble. Con todo, el proceso genera embriones extra, en lugar del endosperma producido en las Angiospermas. Esta diferencia podría significar que la doble fecundación de las Angiospermas se desarrolló por una ruta evolutiva distinta.

Las más de 30 especies de *Ephedra*, crecen en los desiertos y otras zonas áridas (Figura 22.14), incluidas muchas partes del oeste de Estados Unidos. Puede parecer que los arbustos de *Ephedra* están compuestos únicamente por cortas ramitas de color verde, pero, en realidad, poseen hojas diminutas que se forman en los nudos y muy pronto se vuelven marrones.



(a)



(b)

**Figura 22.14.** ***Ephedra*** **es uno de los tres géneros existentes del filo Gnetophyta.**
(a) Pie de *Ephedra* productor de polen. (b) Estróbilos ovulíferos de *Ephedra*.

El género *Gnetum* contiene más de 30 especies de plantas tropicales, fundamentalmente africanas y asiáticas, que pueden ser trepadoras, arbustos o árboles (Figura 22.15). Sus hojas anchas y coriáceas se parecen a las de algunas plantas con flores.

El género *Welwitschia* consta de una sola especie, *Welwitschia mirabilis*, nativa de los áridos desiertos costeros del suroeste de África (Namibia) (Figura 22.16). Puesto que estas regiones reciben menos de 25 milímetros de precipitaciones anuales, *Welwitschia* sobrevive por su extrema tolerancia a la sequía y porque absorbe agua de la frecuente neblina costera. El aspecto de *Welwitschia* es bastante inusual, pues su tallo tiene forma de zanahoria y puede alcanzar un metro de diámetro y hasta tres metros de profundidad. Superficialmente, el tallo produce dos hojas acintadas que pueden medir unos 6 metros de largo. Las hojas poseen un meristema en su base y continúan creciendo a lo largo de la vida del vegetal, aunque con el tiempo se desflecan y rompen, lo que da a la planta un aspecto descuidado incluso estando bastante sano.



**(a)** Estróbilos polínicos de *Welwitschia*.



**(b)** Estróbilos ovulíferos de *Welwitschia*.

**Figura 22.16.** *Welwitschia* es uno de los tres géneros existentes del filo Gnetophyta.



**Figura 22.15.** Semillas y hojas de *Gnetum*.

Las testas de las semillas de *Gnetum* son carnosas, lo que les otorga el aspecto de frutos, y las hojas se asemejan a las de las plantas con flores.

## Repaso de la sección

1. Describe las características generales de las Coníferas.
2. Menciona algunas características distintivas de las Cicadas.
3. Detalla las características propias de *Ginkgo biloba*.
4. ¿Por qué los Gnetófitos se clasifican como un solo filo siendo tan diversos?

# RESUMEN

## Introducción a las Gimnospermas

**Las plantas con semillas presentan importantes ventajas selectivas (págs. 525-527)**

Las semillas otorgan a las Gimnospermas importantes ventajas selectivas para la vida en la tierra firme. Además, permiten al embrión sobrevivir a los períodos secos o fríos del año. El tegumento protege al embrión de la desecación. El tubo polínico hace llegar las células espermáticas directamente a las ovocélulas y suprime la necesidad de agua dulce para la reproducción sexual.

**Las Gimnospermas existentes están relacionadas con vegetales extintos de las Eras Paleozoica y Mesozoica (págs. 527-528)**

Las Progimnospermas surgieron, a mediados del Período Devónico, a partir del filo Trimerophyta. Los dos grupos principales de Progimnospermas producían madera parecida a la de las Coníferas, aunque poseían esporas en lugar de semillas. En el Carbonífero, las Progimnospermas dieron origen a los helechos con semillas, un grupo de vegetales taxonómicamente diversos que a su vez fueron el origen de las Cícadas. Las Progimnospermas también podrían haber dado lugar a líneas primitivas e independientes de Gimnospermas, conocidas como Cordaitales y Voltziales. Estos vegetales vivieron durante los Períodos Carbonífero y Pérmico, y probablemente de ellos surgieran las Coníferas, Gnetófitos y Ginkgos.

**En las Gimnospermas y otras plantas con semillas, los gametófitos dependientes se desarrollan dentro del esporófito progenitor (págs. 528-530)**

Las plantas con semillas son heterospóricas, y el desarrollo de sus gametófitos es endospórico. Los gametófitos son dependientes del esporófito y bastante reducidos en tamaño, con respecto a los de la mayoría de las plantas sin semillas.

**El ciclo vital del pino ilustra las características básicas de la reproducción de las Gimnospermas (págs. 530-532)**

Los microsporangios y megasporangios aparecen en piñas polínicas y ovulíferas separadas. Dos microsporangios se localizan en la superficie inferior de cada microsporófilo. Dos óvulos se encuentran en la superficie de cada escama ovulífera. Cada óvulo contiene un megasporangio (nucela), en el que el megagametófito se desarrolla. Después de la fecundación de la ovocélula, el óvulo se convierte en una semilla, compuesta por el embrión, la reserva de alimento (antiguo megagametófito) y la testa. La semilla germinante se convierte en el esporófito independiente.

## Tipos de Gimnospermas actuales

**El filo Coniferophyta comprende las Coníferas, que son los árboles dominantes en los bosques de climas más fríos (págs. 532-538)**

Las Coníferas existentes engloban 550 especies, que se suelen encontrar en los climas más fríos del Hemisferio Norte. Comprenden algunos de los árboles vivos más altos y grandes. Las acículas de las Coníferas pueden ser caducas o perennes, y pueden permanecer activas durante 50 años. Estos árboles cuentan con una serie de adaptaciones que les facilitan la supervivencia en medios fríos y ventosos.

**El filo Cycadophyta incluye a las Cícadas, parecidas a los helechos arborescentes o a las palmeras (pág. 538)**

Las 140 especies de Cícadas son los vestigios de muchas más especies que vivieron en la Era Mesozoica. Sus piñas suelen ser mayores que las de las Coníferas, y sus troncos están cubiertos de hojas escamosas.

**El filo Ginkgophyta contiene una especie aún viva (págs. 538-540)**

*Ginkgo* es un árbol caducifolio con características hojas en forma de abanico, que sobrevivió en los monasterios chinos durante siglos después de hacerse muy raro en la naturaleza. Estos árboles crecen bien en los entornos contaminados de las ciudades.

**El filo Gnetophyta engloba tres géneros diferentes, localizados en bosques tropicales o en desiertos (págs. 540-541)**

Las 70 especies de Gnetófitos pertenecen a tres géneros. Los miembros del género *Ephedra* parecen arbustos compuestos por ramitas cortas de color verde. Son comunes en muchas regiones desérticas del oeste de Estados Unidos. El género *Gnetum* incluye plantas tropicales que principalmente crecen en Asia y África. Sus hojas amplias y coriáceas se parecen a las de algunas plantas con flores. *Welwitschia*, nativa de los áridos desiertos costeros del suroeste de África, produce un par de hojas largas que parecen cintas.

## Cuestiones de repaso

1. Explica cómo las semillas y los tubos polínicos aportaron ventajas para la adaptación a la vida en la tierra firme.
2. ¿Por qué el esperma de la mayoría de las plantas con semillas no es flagelado?
3. Explica la diferencia entre el desarrollo exospórico y el endospórico.
4. Describe de manera general lo que se conoce de la evolución de las Gimnospermas, explicando por qué dicho conocimiento es incompleto.
5. Dibuja un ciclo vital, muy simple y general, que muestre la alternancia de generaciones en una Gimnosperma.
6. Describe la producción de células espermáticas y de ovocélulas por parte de un pino. ¿Cómo se produce la fecundación?

7. ¿En qué sentido es el ciclo vital del pino representativo de la mayoría de las Gimnospermas? ¿Qué diferencia hay entre la reproducción de algunas Gimnospermas y la de los pinos?
8. Describe algunas de las variaciones en la estructura de las piñas entre las Coníferas.
9. ¿Cómo describirías una Cícada a alguien que no ha visto nunca una?
10. Menciona algunos de los usos que el ser humano da al árbol de *Ginkgo biloba*.
11. ¿Por qué se piensa que los Gnetófitos son las Gimnospermas más parecidas a las Angiospermas?
12. Describe *Ephedra* y *Welwitschia* a alguien que nunca ha visto un miembro de ninguno de ambos géneros.

## Cuestiones para reflexionar y debatir

1. Conforme a lo que conoces de las plantas, ¿por qué crees que las Gimnospermas mantienen ventajas adaptativas para vivir en regiones frías, ventosas y montañosas, sobre el grueso del resto de las plantas?
2. Compara las ventajas y desventajas del desarrollo exospórico y el desarrollo endospórico.
3. La producción anual de hojas precisa de un gran gasto de energía. Explica por qué no todos las plantas mantienen sus hojas durante al menos dos años, como hacen las Coníferas.
4. A las personas que viven en áreas frías y ventosas se les aconseja regar sus árboles en el invierno, cuando no están creciendo y podrían no tener hojas. ¿Por qué?
5. En muchos abetos, las piñas ovulíferas cuelgan, pero en muchos otros apuntan hacia arriba. ¿Cuál podría ser la ventaja selectiva de cada posición?
6. Dibuja un diagrama explicativo de una sección longitudinal de un óvulo. ¿Cuál es el origen, en términos de desarrollo, de cada componente del óvulo que has dibujado?

## Conexión evolutiva

La producción de gametófitos masculinos y femeninos separados, algo inevitable en las plantas heterospóricas, puede darse también en las plantas homospóricas. ¿Qué pruebas sugieren que el uso de la semilla evolucionó a partir de ancestros heterospóricos en lugar de homospóricos? ¿Se te ocurre alguna razón por la que la heterosporia pudiera ser ventajosa frente a la homosporia, en lo que respecta a la producción de óvulos y polen?

## Para saber más

Arno, Stephen F. y Steven Allison-Bunnell. *Flames in our Forest: Disaster or Renewal?* Washington, DC: Island Press, 2002. Este libro nos explica por qué están ardiendo nuestros bosques occidentales y qué deberíamos hacer al respecto en todo caso.

Lanner, Ronald M. *Made for Each Other: A Symbiosis of Birds and Pines*. Oxford: Oxford University Press, 1996. Lanner, profesor de *Forest Resources* («Recursos Forestales») en la Universidad Estatal de Utah, se interesó por el método de reproducción de *Pinus albicaulis*. Las grandes piñas de pino se encuentran cerradas y no liberan las semillas, y éstas no tienen sacos aeríferos; aun así el pino consigue distribuirse por un área muy vasta. Un relato entretenido y bien escrito.

Taylor, Murry A. *Jumping Fire: A Smokejumper's Memoir of Fighting Wildfire*. Orlando: Harcourt Paperbacks, 2000. Un fascinante relato de la vida como bombero paracaidista, que refleja una perspectiva de los incendios forestales, particularmente frecuentes en los bosques de Coníferas del oeste de Estados Unidos.

# 23

# Angiospermas: plantas con flores



Flor de Rafflesia (*Rafflesia keithii*), en Borneo.

## Reproducción sexual en las plantas con flores

Las Angiospermas, como las Gimnospermas, poseen un esporófito dominante y un gametófito dependiente

Tanto la autopolinización como la polinización cruzada son típicas de las Angiospermas

## Evolución de la flor y del fruto

Las ventajas selectivas de las plantas con flores son responsables de parte de su éxito

Las flores han evolucionado a partir de agrupaciones de hojas altamente modificadas

La evolución de las Angiospermas comenzó durante la Era Mesozoica

Durante el Período Cretácico, las Angiospermas se expandieron rápidamente por todo el mundo

## Estudio de la diversidad de Angiospermas

El filo Anthophyta comprende más de 450 familias, clasificadas principalmente por la estructura de la flor

Algunas familias ilustran la diversidad estructural de las flores y los frutos

Más del 90% de las especies vegetales existentes son plantas con flores, las cuales ostentan una sorprendente variedad. Tomemos como ejemplo cuatro grupos muy diferentes de Angiospermas: las petunias, los girasoles, el maíz y un género singular de suculentas.

Las petunias, como *Petunia axillaris*, son un grupo familiar de apariencia vistosa, con muchas variaciones de color, que cada verano vemos en los jardines y macetas. Las flores atraen a los insectos que toman el néctar y transportan, sin advertirlo, polen de una flor a otra.

Los girasoles, pertenecientes al género *Helianthus*, son también fácilmente reconocibles. Sin embargo, pocas personas reparan en que los girasoles no son un solo tipo de flor, sino muchas. El centro de su compleja «cabezuela» consta de pequeñas unidades denominadas flores radiadas o tubulares, mientras que las unidades conocidas como flores dorsiventrales o liguladas forman el anillo externo. En las especies de girasoles de gran tamaño, cada cabezuela o capítulo genera muchos frutos, conocidos como *semillas de girasol*. Aunque un girasol es mucho más complejo que una petunia, funciona igualmente como una simple flor para atraer a los polinizadores.

Un girasol seccionado.



Penachos de maíz (flores masculinas) y cabellera de maíz (estigmas y estilos de las flores femeninas).

Un tercer ejemplo de diversidad floral es el maíz (*Zea mays*). Muchas personas no piensan que el maíz sea una planta con flores y, sin embargo, lo es. El penacho de la parte superior del vegetal contiene muchas flores masculinas pequeñas. Las cabelleras del maíz son los estigmas y estilos largos de las flores femeninas. Las flores femeninas maduran para formar los frutos conocidos como granos de maíz. El viento transporta el polen desde las anteras, en la parte superior de la planta hasta el estigma de las espigas femeninas (mazorcas) situadas más abajo.



*Ceropegia haygarthii.*

Un cuarto ejemplo de diversidad floral es *Ceropegia haygarthii*, un miembro de un género de suculentas originarias en su mayoría de África. Estas especies presentan elaborados recipientes que atrapan temporalmente a los insectos que se alimentan del néctar. Muchas especies poseen estigmas diseñados para retirar el polen de la boca de un insecto. Por su parte, los estigmas producen sustancias pegajosas que adhieren el polen de la propia flor al insecto. Estos procesos facilitan la transferencia de polen entre flores y entre individuos.

¿Por qué existen tantos tipos diferentes de plantas con flores y tantas flores con formas únicas? En su evolución, las plantas con flores se han adaptado con éxito a muchos tipos distintos de medios mediante la acumulación, por mutación aleatoria y selección natural, de alelos que incrementaban las probabilidades de supervivencia. Las plantas con flores siguen siendo las que más éxito tienen a la hora de producir descendencia en un mayor número de medios. Cada generación representa un laboratorio de pruebas evolutivas. Entre tanto, los seleccionadores de nuevas variedades utilizan la selección artificial para conseguir mejoras para el ser humano, como flores más atractivas y más duraderas, o cultivos alimenticios con mejor sabor, más resistentes a las enfermedades y más productivos. La Ingeniería Genética también puede tener su parte. Por ejemplo, los recientes experimentos que persiguen la modificación de *Arabidopsis thaliana* para producir más pétalos están aportando un mayor conocimiento sobre crecimiento de las flores, y éste podría dar lugar a aplicaciones en las industrias de jardinería y paisajismo.





Una flor de *Arabidopsis* y un espécimen mutante con más pétalos.

El Capítulo 6 estudió las estructuras y variedades generales de las flores y los frutos, así como la polinización y los métodos de dispersión de semillas. En éste que nos ocupa examinaremos con mayor detalle el ciclo vital y la polinización de las plantas con flores. A continuación, estudiaremos la evolución y clasificación de las Angiospermas, antes de observar algunas de las más de 450 familias, como ejemplos de diversidad en la estructura y la adaptación al medio.

# Reproducción sexual en las plantas con flores

Como en todas las plantas, el ciclo vital sexual de las plantas con flores implica la alternancia de generaciones entre esporófitos y gametófitos. En los Briófitos, el gametófito es dominante, y el esporófito está unido y es dependiente del mismo. En las plantas vasculares sin semillas, el esporófito y el gametófito suelen ser vegetales independientes, y el esporófito es mayor y siempre fotosintético. En las Gimnospermas y Angiospermas, los esporófitos son mayores, fotosintéticos y dominantes. Las estructuras reproductoras especializadas del esporófito están agrupadas y proceden de hojas modificadas. El desarrollo de los gametófitos dentro de las micrósporas y megásporas es endospórico, y con el tiempo el megagametófito se convierte en parte de una semilla. No obstante, a diferencia de las Gimnospermas, los óvulos de las plantas con flores se encuentran en el interior de ovarios que se convertirán en frutos.

## Las Angiospermas, como las Gimnospermas, poseen un esporófito dominante y un gametófito dependiente

Las dos generaciones que alternan en el ciclo vital de las gimnospermas están aún más modificadas en las Angiospermas. Los gametófitos son más reducidos en cuanto a tamaño y a número de células. En las Gimnospermas, el microgametófito inmaduro, o grano de polen, posee cuatro células cuando se libera del microsporangio. En las plantas con flores, sólo posee dos o tres células cuando es liberado de la antera. En las Gimnospermas, el microgametófito maduro posee seis células, incluidas dos células espermáticas. En las plantas con flores, sólo posee tres células, incluidas dos células espermáticas. El megagametófito es mucho más reducido. En las Gimnospermas, está compuesto de entre varios cientos y varios miles de células, entre las que generalmente se incluyen los arquegonios, como en el caso del pino. En la mayoría de las ocasiones, el megagametófito de las plantas con flores posee ocho núcleos o bien siete células, y carece de arquegonios. En algunas especies, consta de sólo cuatro células. Como los gametófitos de las Angiospermas, en particular el megagametófito, son más pequeños que los de las Gimnospermas, se invierte menos energía en producirlos, lo que podría ser una ventaja selectiva. Esto es, podría incrementar las probabilidades de supervivencia de un vegetal mediante selección natural.

En la mayoría de las especies de Angiospermas, los gametófitos masculinos y femeninos se encuentran no sólo en la misma planta, sino también en la misma estructura: una flor bisexual. Las flores bisexuales poseen estambres (que producen microgametófitos) y carpelos (que producen megagametófitos). Las especies que poseen flores unisexuales, que carecen de estambres o carpelos, suelen ser monoicas, y cada pie de planta cuenta con flores con estambres (masculinas) y con carpelos (femeninas). No obstante, algunas especies de Angiospermas son dioicas, y las flores con estambres y carpelos se localizan en pies separados. En comparación, los gametófitos masculinos y femeninos de las Gimnospermas siempre aparecen en estructuras separadas: conos o estróbilos polínicos (masculinos) y conos o estróbilos ovulíferos (femeninos). Además, la mayoría de las especies poseen ambos tipos de conos en el mismo vegetal.

La Figura 23.1 muestra el ciclo vital de una típica planta con flores, cuyas flores son bisexuales. Como sucede con todos los ciclos vitales, las etapas clave de la reproducción son la meiosis y la fecundación, y el crecimiento se da por mitosis. Comenzando por la parte superior derecha, podemos ver cómo un estambre produce unos granos de polen, o microgametófitos. Cada estambre posee una antera, la cual suele contener cuatro microsporangios, también conocidos como *sacos polínicos*. Dentro de cada microsporangio, cada microsporocito (célula madre de las micrósporas) experimenta meiosis y produce cuatro micrósporas haploides. Cada micróspora crece entonces hasta convertirse en un grano de polen inmaduro, que consta de una célula del tubo, que producirá el tubo polínico, y una célula generativa, que producirá dos células espermáticas. Antes de ser liberado de la antera, cada grano de polen desarrolla una pared externa protectora, denominada *exina*, y una pared interna, denominada *intina*. La pared externa está hecha de un polímero resistente conocido como *esporopolenina*, que se encuentra en todas las esporas de plantas. En cada especie Angiosperma, la pared externa del grano de polen presenta un modelo característico; razón por la que los científicos pueden analizar los granos de polen para identificar una especie vegetal causante de una alergia particular o para determinar si una especie concreta está asociada a ciertos restos arqueológicos. El desarrollo final del grano de polen maduro lleva consigo el crecimiento del tubo polínico, que se produce después de que el grano de polen sea depositado en el estigma receptivo de una flor.

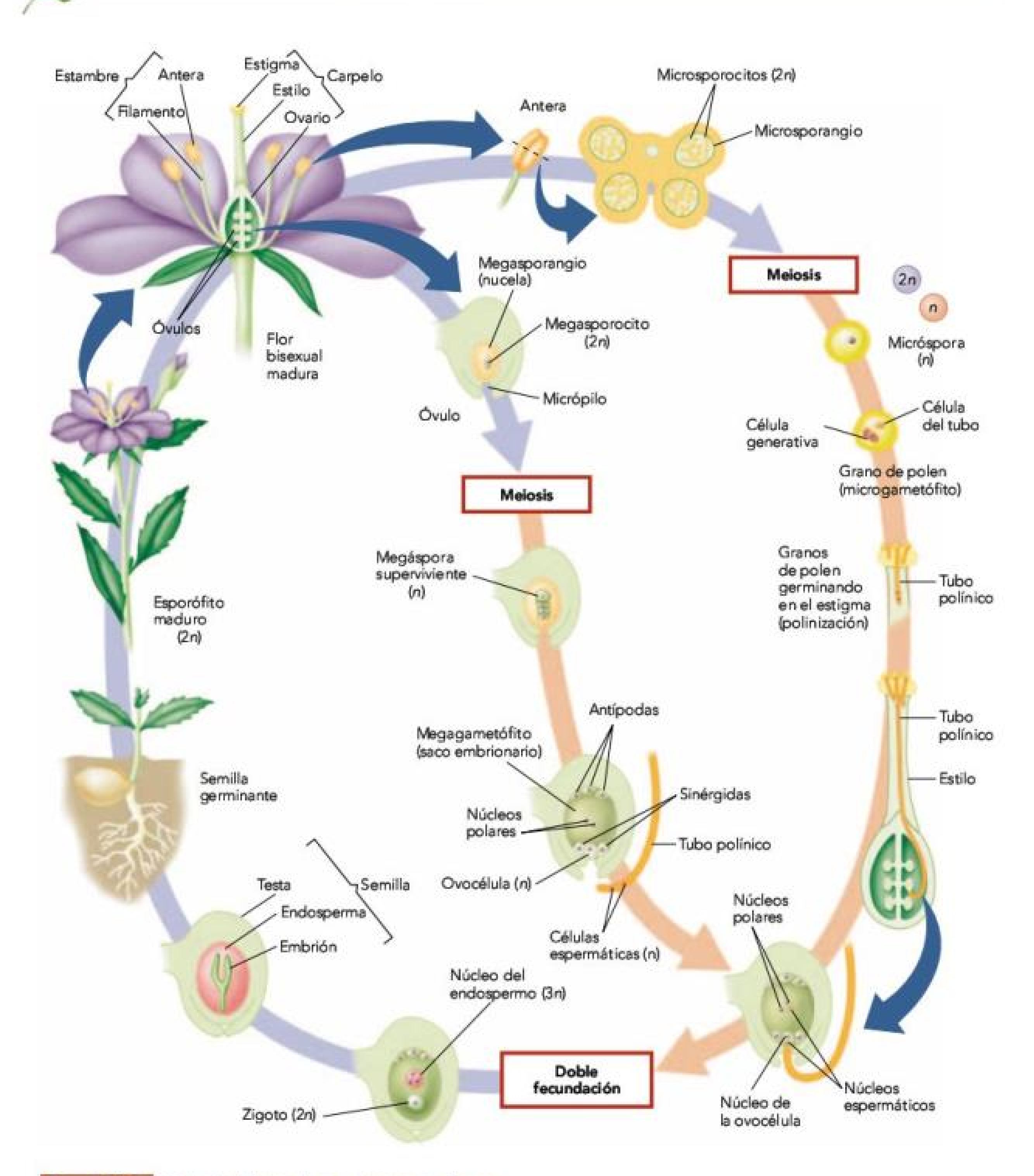



**Figura 23.1.** **Ciclo vital típico de una planta con flores.**

Dado que el diagrama se centra en la estructura de las flores y las semillas, no muestra la estructura del fruto que rodea la semilla.

Ahora nos centraremos en el desarrollo del megagametófito, recorriendo las etapas que se muestran en el centro de la Figura 23.1. En una planta con flores, los megasporangios forman parte de los óvulos y se encuentran en el interior del ovario, que contiene uno o múltiples óvulos. Cada óvulo está formado por un megasporangio, también denominado *nucela*, que se encuentra rodeado por uno o dos tegumentos. Los tegumentos se juntan en el micrópilo, la abertura por la que penetrará el tubo polínico. Dentro de cada megasporangio, un megasporocito (célula madre de las megásporas) experimenta meiosis y forma cuatro megásporas haploides. Tres de las megásporas suelen desintegrarse, y la más lejana al micrópilo es la que sobrevive para convertirse en el megagametófito. En aproximadamente dos tercios de las especies de Angiospermas, el megagametófito en desarrollo produce ocho núcleos. Cuatro núcleos se agrupan en cada extremo, y a continuación un núcleo de cada extremo migra hacia el centro. Los dos núcleos que se mueven hacia el centro se conocen como *núcleos polares*. Los tres núcleos restantes en cada extremo forman células, mientras que una gran célula central contiene los núcleos polares. En cada extremo cerca del micrópilo, la célula del centro es la ovocélula, flanqueada por dos células de corta vida, denominadas *sinérgidas*, que tomarán parte en el proceso de fecundación. Las tres células del extremo opuesto, conocidas como *antípodas*, carecen de función conocida. El megagametófito maduro, que está formado por 8 núcleos en 7 células, también se conoce como *saco embrionario*, pues el embrión se desarrollará dentro de él tras la fecundación.

En la mayoría de las especies de Angiospermas, el megagametófito se ha desarrollado completamente antes de la polinización. El estigma de una flor común puede recibir polen de diversos individuos e incluso de diversas especies. Con todo, varias proteínas y otras moléculas aseguran que sólo germine el polen de las plantas «adecuadas». La superficie del estigma contiene iones de calcio, necesarios para la germinación del polen, así como hormonas que estimulan el crecimiento del tubo polínico. Después de que el grano de polen entra en contacto con el estigma, el tubo celular se alarga y produce un tubo polínico, que suele crecer durante un período que dura desde unas horas hasta unos pocos días. En contrapartida, en la mayoría de las Gimnospermas, como los pinos, el proceso tarda más de un año en completarse. El tubo crece a través del llamado tejido de transmisión del estilo y hacia el interior de una de las sinérgidas, que puede producir sustancias que atraen al tubo polínico en crecimiento. Las dos células espermáticas pasan a través del tubo polínico hacia el interior de la sinérgida.

A continuación, tiene lugar una singular doble fecundación. Una célula espermática se mueve desde la sinérgida y fecunda a la ovocélula adyacente, dando lugar a un zigoto que se convertirá en el embrión. La segunda célula espermática se combina con los dos núcleos polares situados en el centro del saco embrionario, formando el núcleo triploide del endosperma. Este núcleo triploide se divide mediante mitosis, lo que da origen al endosperma que alimentará al embrión en desarrollo. En el desarrollo del endosperma de algunas especies, tiene lugar un período de división nuclear antes de la citocinesis. En otras especies, las divisiones nucleares y celulares se producen al mismo tiempo. En unas pocas Angiospermas, las células del megasporangio se dividen y producen un tejido nutritivo diploide, conocido como *perispermo*. En cualquier caso, en las Dicotiledóneas, el tejido resultante es digerido y absorbido por el embrión a medida que aumenta de tamaño dentro del saco embrionario. En las Monocotiledóneas, el endosperma no se utiliza durante la formación del embrión, sino que sirve de suministro de alimento a la plántula germinante. Los granos de cereales son importantes como alimento debido a su endosperma rico en almidón.

Sólo las Angiospermas presentan una forma de doble fecundación que produce un embrión y endosperma. Otro tipo de doble fecundación tiene lugar en los dos géneros de Gimnospermas más parecidos a las Angiospermas, *Ephedra* y *Gnetum*. En estas Gimnospermas, la segunda fecundación produce embriones adicionales en lugar de endosperma.

## Tanto la autopolinización como la polinización cruzada son típicas de las Angiospermas

Algunas especies de Angiospermas dependen, ya sea exclusivamente o en parte, de la autopolinización, a menudo referida como *autofecundación*. En la autopolinización, una flor es polinizada por su propio polen o por polen de otra flor del misma planta. Como las plantas que se autopolinizan no precisan de polinizadores o de otras plantas para lograr una reproducción exitosa, pueden establecerse en áreas satélite aisladas de la población original, que ocasionalmente puede causar una expansión más rápida del área de una especie. Sin embargo, algunos inconvenientes de la autopolinización son la reducida variabilidad genética y la posibilidad de que algunas semillas no sean viables, debido al emparejamiento de alelos recesivos dañinos.

Muchas especies de Angiospermas dependen exclusiva o parcialmente de la polinización cruzada, la transferencia de polen de una planta a otra. La polinización cruzada reduce la posibilidad de que los alelos recesivos dañinos terminen como pares en el mismo organismo. Con diferencia, la ventaja más importante de la polinización cruzada es la diversidad genética que resulta de mezclar genotipos con diferentes alelos en la fecundación. La fecundación cruzada aumenta el número de combinaciones genéticas en una población y, en consecuencia, la probabilidad de que las plantas puedan responder positivamente a los cambios medioambientales. Asimismo, da lugar al vigor híbrido. Por ejemplo, cruzar líneas puras de maíz produce descendencia híbrida con plantas mayores y más resistentes, así como de mayor rendimiento.

La polinización cruzada se activa por varios mecanismos, dependiendo de si la especie posee flores bisexuales o unisexuales. Entre las especies con flores unisexuales, las especies dioicas, como el sauce y la palmera datilera, necesitan la polinización cruzada porque las flores masculinas y femeninas están en plantas separadas. Incluso una especie que sea monoica puede depender de la polinización cruzada, si las flores masculinas y femeninas se desarrollan en diferentes momentos del período vegetativo. Algunos ejemplos son el pepino, el maíz, los arces y los robles. Incluso muchas especies que poseen flores bisexuales, como la manzana y la mayoría de las bayas dulces, precisan de polinización cruzada, ya sea porque los gametófitos masculino y femenino se desarrollan en distintos momentos, ya porque existe autoincompatibilidad; es decir, la capacidad de una planta para rechazar su propio polen. La autoincompatibilidad es el mecanismo de actuación más común de la polinización cruzada.

Algunas especies de Angiospermas dependen exclusivamente del viento o del agua para transferir el polen, bien por autopolinización o por polinización cruzada. Las especies que se sirven del viento para la polinización suelen tener flores que no son vistosas ni tienen néctar u olor y los estambres sobresalen, de forma que el polen puede ser fácilmente capturado por el viento. Muchas gramíneas, como el maíz y los robles, son ejemplos de la dependencia del viento para la polinización. Un riesgo de plantar vegetales de cultivo modificados genéticamente, en especial aquéllos que dependen del viento para la polinización, es que los genes modificados que porta el polen pueden escapar con facilidad de los cultivos, como se explica en el cuadro *Biotecnología* de la página siguiente. En la mayoría de las plantas acuáticas, la polinización se produce por encima del agua y se ve facilitada por el viento y por los insectos. No obstante, en algunas especies, el polen flota en la superficie, y otras especies, como la seda de mar ancha (especies de *Zostera*), presentan adaptaciones que permiten la polinización bajo el agua. Los granos de polen de la seda de mar ancha son largos y parecen hilos, lo que incrementa las posibilidades de contactar con un estigma receptivo.

La mayoría de las especies de Angiospermas dependen de polinizadores como los insectos, aves y murciélagos. La interacción con los polinizadores se desarrolló temprano en la evolución de las Angiospermas. Podemos imaginarnos cómo pudo haber empezado. Como resultado de mutaciones fortuitas, los vegetales produjeron hojas de colores muy llamativos cerca de los microsporangios. Estos colores atrajeron a los insectos, que casualmente recogieron polen que fue transmitido a otras plantas. Con el tiempo, las mutaciones aleatorias produjeron flores coloridas que en ocasiones poseían un néctar dulce o rico en nutrientes, que atraía a animales como los insectos. Cuando se alimentaban del néctar, transportaban el polen de una planta a otra, convirtiéndose así en polinizadores. Las plantas con colores más llamativos o con un néctar más dulce y rico serían visitadas con mayor frecuencia por los insectos y otros polinizadores. En consecuencia, el polen que contenía los alelos que producían esas características podía participar en más polinizaciones, con lo que se incrementaba la frecuencia de tales alelos en la población.

Probablemente nunca sepamos exactamente cómo comenzó la interacción entre polinizadores y plantas. Con todo, una vez iniciada, cualquier mutación que incrementara la frecuencia de visitas de un polinizador a una flor podría haber supuesto una ventaja selectiva. La polinización de algunas especies de Angiospermas corre a cargo de un tipo de polinizador especializado, como las abejas, o de una única especie polinizadora. Otras pueden ser polinizadas por más de una especie o, incluso, por diferentes tipos de polinizadores. Por su parte, los polinizadores dependen de estas plantas para alimentarse. A lo largo del tiempo, la selección natural ha fortalecido tales relaciones de beneficio mutuo, pues el éxito reproductor del vegetal y del animal dependía de su interacción. Estos desarrollos son ejemplos de la **coevolución** de diferentes especies, en la que las adaptaciones de una especie tienen un efecto selectivo sobre las adaptaciones de la otra especie.

Los insectos, aves y murciélagos son participantes habituales de la coevolución con las plantas. Las flores poli-

BIOTECNOLOGÍA

## Súper-malezas

El polen de una planta puede ser transferido a los estigmas de muchas plantas diferentes. A los científicos les preocupa que el polen de los vegetales transgénicos, que contiene genes resistentes a los herbicidas, pueda transferir dicha resistencia a sus parientes silvestres que con frecuencia crecen cerca de los campos de cultivo. Se trata de una preocupación fundada, ya que algunas plantas pueden formar híbridos con otras especies silvestres emparentadas. Los científicos ya han demostrado que muchos tipos de genes se transfieren gradualmente de las plantas de cultivo a sus parientes silvestres, los cuales podrían convertirse en «súper-malezas» resistentes a los herbicidas.



La canola es un ejemplo de un cultivo que puede infiltrarse en otros campos de cultivo.

Un problema relacionado es que las plantas de cultivo se pueden convertir en malas hierbas. Por ejemplo, la canola es un cultivo que se planta en el oeste de Estados Unidos y Canadá para producir aceite para cocinar. Sin embargo, la canola se convierte en una maleza para un agricultor en cuyo campo está plantado un cultivo diferente.

Las súper-malezas resistentes a los herbicidas son tan sólo un ejemplo de las problemáticas malas hierbas que surgirían del cultivo de vegetales transgénicos útiles. La tolerancia a las sequías, la resistencia a las enfermedades y plagas, la tolerancia a las heladas, e incluso el aumento del rendimiento, podrían transferirse, con el tiempo, a las malas hierbas.

Las súper-malezas pueden evitarse empleando la labranza, en lugar de los herbicidas, para retirar las malezas de los campos de cultivo y de sus alrededores. La probabilidad de que las malezas invadan un campo puede minimizarse también cambiando el tipo de herbicida que se utiliza cada uno o dos años, de forma que las malezas resistentes a herbicidas no logren establecerse. Asimismo, la rotación de cultivos reduce la posibilidad de crecimiento de malezas resistentes a herbicidas.

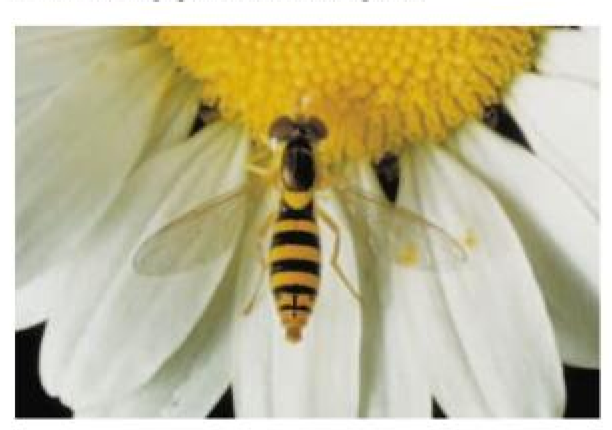
nizadas por aves producen gran cantidad de néctar y suelen ser grandes, inodoras y de color rojo (un color que la mayoría de los insectos no puede ver). Algunos ejemplos son los cactus, el banano, muchas orquídeas y la flor de Pascua o *Poinsettia*. Los murciélagos se decantan por las flores grandes, robustas, ricas en néctar, que florecen por la noche y en las que los tubos de la corola suelen ser amplios. Son ejemplos algunas plantas tropicales como el mango y la banana, y otras desérticas, como la pita (género *Agave*) (Figura 23.2a). Las moscas tienden a polinizar las flores con olor fuerte y pútrido, como el falo amorfo titánico que vimos al principio del Capítulo 9. En ocasiones, estas flores se denominan «flores de carroña» y comprenden muchos miembros de la familia de la asclepia (Asclepiadaceae), así como algunas orquídeas, margaritas y lirios (Figura 23.2b). Normalmente, los escarabajos polinizan grandes flores de fuerte olor, cuyo sabor suele ser picante, parecido al de la levadura y hasta desagradable. Son ejemplos la magnolia, las flores de carroña y algunas amapolas. Las hormigas se suelen encargar de la polinización de flores con secreciones dulces, como los cactus o incluso ciertos árboles (Figura 23.2c). Por lo general, las mariposas se sienten atraídas por las flores que florecen a última hora del día o por la noche, en las que los tubos de las corolas son largos, con una fuerte fragancia dulce. Son ejemplos el tabaco, la onagra y muchas plantas desérticas.

Las abejas tienden a polinizar las flores de colores llamativos, a menudo de pétalos azules o amarillos y marcas florales distintivas. Son ejemplos la digital o dedalera, la alfalfa, el trébol y el romero.

La polinización por parte de los animales es un método más eficaz de hacer llegar el polen al estigma que el viento, pues los polinizadores transportan el polen directamente de una planta a otra. Por el contrario, la dispersión en el viento es básicamente aleatoria. El viento es impredecible, en cuanto a su intensidad, y puede ser muy direccional, lo que restringe tanto el alcance como la dirección de la polinización; razón por la que funciona mejor en poblaciones densas. Los polinizadores suelen viajar una distancia considerable en el transcurso de sus actividades diarias, facilitando así la expansión del polen por áreas a las que el viento no llega. Además, en las plantas con flores bisexuales, un polinizador puede frecuentemente depositar y recoger polen al mismo tiempo.



**(a)** Un murciélago poliniza un cactus saguaro.



**(b)** Un sírfido poliniza una margarita.



**(c)** Una hormiga poliniza una nomeolvides.

**Figura 23.2.** **Los polinizadores transportan el polen de planta a planta.**

En la coevolución de las flores y polinizadores (en su mayoría insectos), la forma, el olor, el color y el valor nutritivo de las flores han evolucionado paralelamente a polinizadores específicos.

## Repaso de la sección

1. **En las plantas con flores, ¿cómo se produce las células espermáticas y los óvulos, y cómo se unen? Compara este proceso con el proceso en las Gimnospermas.**
2. **¿Es la polinización cruzada más efectiva que la autopolinización? Justifica tu respuesta.**
3. **Explica qué función asume la coevolución en la reproducción de las Angiospermas. ¿Qué efecto crees que tiene sobre la diversidad de Angiospermas?**

# Evolución de la flor y del fruto

El filo Anthophyta contiene aproximadamente 250.000 especies vivas identificadas, comparadas con las apenas 760 especies de Gimnospermas, las 12.000 especies de plantas vasculares sin semillas y las cerca de 15.000 especies de Briófitos. Sin embargo, si pudiéramos volver al mundo de hace 200 millones de años, encontraríamos vegetación muy bien desarrollada en ausencia de plantas con flores. Las Angiospermas no aparecen en el registro fósil hasta hace unos 130-145 millones de años, aunque se expandieron rápido porque sus características distintivas les otorgaron ventajas selectivas importantes sobre otros vegetales en muchos medios.

## Las ventajas selectivas de las plantas con flores son responsables de parte de su éxito

Al igual que las Gimnospermas, las Angiospermas poseen semillas y tubos polínicos que facilitan la supervivencia y la reproducción en la tierra. Las testas protegen el embrión en desarrollo de la desecación, mientras que los tubos polínicos permiten que la fecundación se produzca en ausencia del agua dulce necesaria para un espermatozoide flagelado. Sin embargo, en las Angiospermas, los óvulos y las posteriores semillas cuentan con una protección adicional. Como podremos recordar, el término *Angiosperma* procede de las palabras griegas *angion* («recipiente») y *sperma* («semilla»). El nombre describe una de las novedosas características de las plantas con flores. Mientras que las semillas de las Gimnospermas están expuestas en la superficie de ramas modificadas, las semillas de las plantas con flores están incluidas en un recipiente, denominado *ovario*, que es la base de una hoja modificada, denominada *carpelo* (Figura 23.3). Un fruto es por lo general un ovario maduro. En consecuencia, en las Angiospermas, el embrión en desarrollo se encuentra

Cono ovulífero con escamas de las Gimnospermas (ejemplo: pino)

Conos ovulíferos jóvenes
Cono ovulífero (sección longitudinal)
Óvulo
Tegumento
Tubo polínico
Arquegonio con ovocélulas
Megagametófito
Fecundación
Embrión
Testa (tegumento)
Semillas expuestas en la superficie de piñas ovulíferas
Tejido nutritivo (megagametofito)

Flor y fruto de las Angiospermas (ejemplo: naranja)

Flores de azaar
Fruto inmaduro
Ovario inmaduro
Tubo polínico
Estilo
Óvulos con ovocélulas
Fecundación
Testa (tegumento)
Embrión
Semillas contenidas en el interior del ovario maduro (fruto)
Tejido nutritivo (endosperma)

**Figura 23.3.** Comparación del origen y la localización de las semillas en las Gimnospermas y Angiospermas.

protegido de la desecación, las enfermedades y los herbívoros no sólo por la testa, sino también por los tejidos envolventes del fruto. No obstante, no todos los científicos coinciden en que la ventaja selectiva principal de tener ovarios sea la protección del embrión. Por ejemplo, el paleobotánico David Dilcher, de la Universidad de Florida, sugiere que la protección de los óvulos en el interior de los ovarios inmaduros podría haberse originado con el fin de impedir la autopolinización en las flores bisexuales.

Además del papel protector de los ovarios, las Angiospermas presentan otras ventajas selectivas. Algunos rasgos, como los vasos del xilema y las hojas caducas, están relacionados con un uso eficaz del agua. Los vasos facilitan una mejor conducción del agua que las traqueidas. La condición caducifolia, que aparece en sólo unas pocas Gimnospermas, está presente en muchas especies de plantas con flores; lo que les proporciona una manera de sobrevivir a las estaciones secas o frías. Las flores otorgan una ventaja en la dispersión del polen. Mientras que las Gimnospermas dependen únicamente del viento o de los insectos para la polinización, las Angiospermas también atraen a un mayor abanico de polinizadores, gracias a los brillantes colores y atrayentes formas y aromas de muchas flores. Los polinizadores facilitan la polinización cruzada, que impide o reduce la autofecundación (autocruzamiento) y puede facilitar que poblaciones vegetales muy sepa-

radas intercambien y recombinen sus genes. La doble fecundación da lugar al desarrollo del endosperma, que alimenta a los embriones. Los frutos suelen ayudar en la dispersión de las semillas, ya que atraen a los animales. Las semillas son esparcidas durante el proceso de ingestión o después de pasar por el sistema digestivo del animal. Algunos frutos, como los del cadillo (especie de *Xanthium*), poseen espinas o ganchos que se adhieren al pelaje de los animales, facilitando así la dispersión de las semillas (*véase* la Figura 6.14 del Capítulo 6). La misma existencia de las semillas permite que los vegetales sobrevivan a los períodos inapropiados para el crecimiento.

## Las flores han evolucionado a partir de agrupaciones de hojas altamente modificadas

En las plantas vasculares, la mayoría de las estructuras productoras de esporas han evolucionado como hojas modificadas, denominadas *esporófilos*. Los esporófilos evolucionaron por primera vez en las plantas vasculares sin semillas. En las plantas de este tipo actuales, los esporangios suelen estar en la superficie del esporófilo. En las Gimnospermas, los esporangios se desarrollaban en el interior de los esporófilos y de ramas modificadas que evolucionaron hasta convertirse en escamas, generalmente organizadas en forma de piñas. En las Angiospermas, los esporófilos evolucionaron de manera distinta a los de otras plantas vasculares, tanto en la estructura como en la organización. Los esporófilos con microsporangios se convirtieron en estambres, mientras que los esporófilos con megasporangios se convirtieron en carpelos. Los sépalos y pétalos evolucionaron como hojas modificadas estériles asociadas a los esporófilos.

Según la especie de Angiosperma, una flor puede carecer de uno o más de los cuatro tipos de hojas modificadas: estambres, carpelos, sépalos y pétalos. Sin embargo, todas las flores poseen al menos un tipo de esporófilo: estambres o carpelos. A diferencia de los brotes foliares de crecimiento indeterminado, cuya vida es larga y continúan produciendo hojas, todas las flores son brotes de crecimiento determinado, modificados para la reproducción. Es decir, cuando una flor alcanza la madurez, cesa de crecer y produce semillas. Mientras cada óvulo en el interior del ovario, constituido por uno o varios carpelos, se convierte en una semilla, los estambres, sépalos y pétalos suelen caer. Entre tanto, cada ovario, y ocasionalmente con otras partes de la flor, se convierte en un fruto que encierra la semilla o semillas.

Al estudiar los fósiles, los paleobotánicos han establecido hipótesis acerca de la evolución de los estambres, carpelos, sépalos y pétalos como hojas modificadas. Las siguientes tendencias principales son evidentes en la evolución de las Angiospermas:

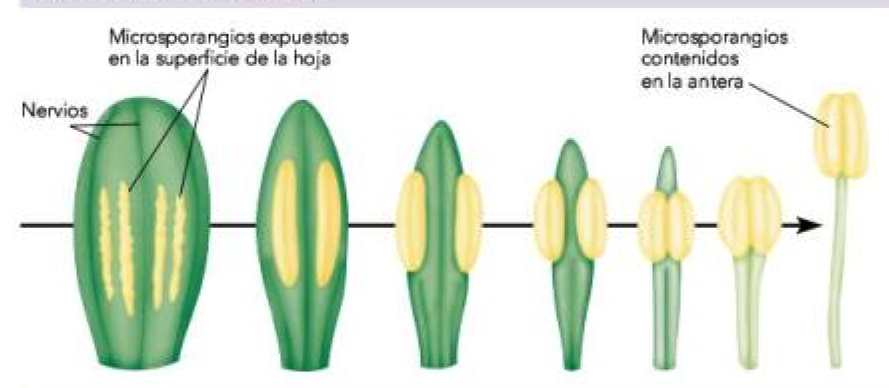
- Los estambres y carpelos pierden su aspecto foliar y, por lo general, los carpelos se sueldan para formar un ovario pluricarpelar. La Figura 23.4a ilustra una hipótesis sobre el desarrollo evolutivo de los estambres, desde que los microsporangios se localizan en la superficie de un esporófilo plano hasta que forman parte de una antera. La Figura 23.4b muestra una posible evolución de los carpelos, desde que los megasporangios se localizan en la superficie de un esporófilo hasta que se encuentran contenidos en el ovario monocarpelar.
- Los pétalos y sépalos evolucionan desde que son muy similares, o incluso idénticos, hasta que son muy distintos en apariencia.
- El número de partes florales se vuelve fijo y con frecuencia se reduce. Por ejemplo, en muchos grupos principales de Angiospermas, los estambres se reducen de un gran número a cuatro, a cinco o a múltiplos de tres.
- La disposición de las partes florales evoluciona desde ser espiral, similar a la de las escamas de las piñas, a ser verticilada. Un verticilo consta de tres o más partes unidas al mismo nudo. El número de verticilos se reduce de cuatro a tres, dos o uno.
- La simetría radial de las flores cede el paso a la simetría bilateral en varias líneas evolutivas independientes (Figura 6.8).

A continuación, estudiaremos las características generales de los principales tipos de Angiospermas. Como veremos, las características primitivas, o ancestrales, todavía están presentes en algunas especies.

## La evolución de las Angiospermas comenzó durante la Era Mesozoica

En el capítulo anterior, vimos que los primeros fósiles de plantas con semillas datan de finales del Período Devónico, hace unos 365 millones de años. Las Angiospermas aparecen por primera vez en el registro fósil de principios del Período Cretácico, hace unos 142 millones de años (Figura 23.5). No obstante, algunos rasgos de las Angiospermas aparecen en fósiles que alcanzan los 200 millones de años de edad, y los datos de las secuencias de ARN y





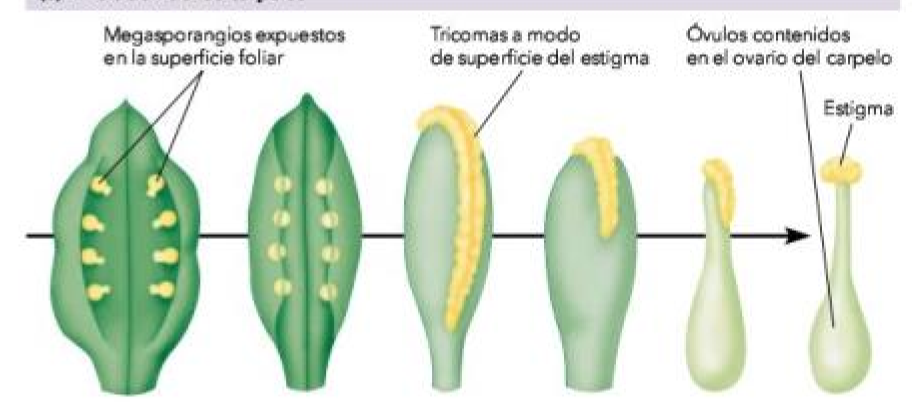




**Figura 23.4. Hipótesis de la evolución de los estambres y carpelos.**

(**a**) Los estambres podrían haber evolucionado a medida que los microsporangios expuestos fueron envueltos y la porción inferior de la hoja se estrechó, convirtiéndose en un filamento.
(**b**) Los carpelos podrían haber evolucionado como hojas plegadas, que comprendían los megasporangios. El estigma del carpelo podría ser el resultado de la reducción de una superficie estigmática mayor.

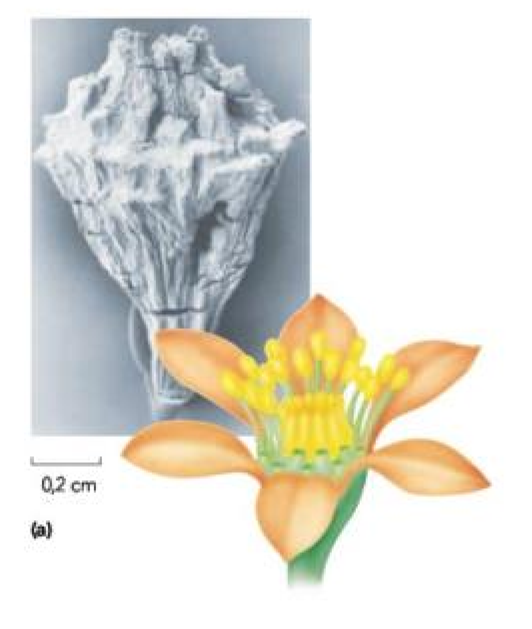






**Figura 23.5. Flores fosilizadas.**

(**a**) Esta microfotografía de microscopio electrónico de barrido muestra un nenúfar de principios del Período Cretácico de Portugal, hace unos 130 millones de años. La microfotografía está acompañada de una reconstrucción artística de la flor.
(**b**) Con sus 142 millones de años, esta planta con flores fósil, descubierta en China, es la más antigua registrada. Puede observarse el aspecto foliar de las vainas de semillas.

ADN sugieren que el linaje que dio origen a las plantas con flores pudo haber estado separado de otras plantas con semillas durante al menos 280 millones de años. Estas pruebas moleculares cuentan con el apoyo de los análisis químicos de estratos de roca, que revelan la presencia del compuesto orgánico oleanano en depósitos de roca que datan de hace entre 290 y 235 millones de años. El oleanano, un compuesto que actúa como mecanismo de defensa ante los insectos, es producido por las plantas con flores, pero no por las Gimnospermas.

Las relaciones evolutivas entre las Angiospermas y las Gimnospermas siguen siendo confusas. Los grupos de Gimnospermas más similares a las plantas con flores son Bennettitales y Gnetophyta (*véase* la Figura 22.2). Bennettitales, un grupo extinto de plantas parecidas a las Cícadas, poseían estructuras reproductoras algo similares a las flores. Sus brácteas externas, reminiscencias de los sépalos o pétalos, se plegaban al lado de los esporófilos o en la parte superior de éstos. Los gnetófitos, que engloban los géneros *Ephedra*, *Gnetum* y *Welwitschia*, comparten varios rasgos con las plantas con flores. Entre ellos se encuentran la presencia de estructuras parecidas a vasos en el xilema, la ausencia de arquegonios (en *Gnetum* y *Welwitschia*) y las similitudes entre sus estróbilos y las inflorescencias de algunas plantas con flores primitivas.

El registro fósil de las flores no es especialmente esclarecedor en lo que respecta al curso de la evolución de las Angiospermas. Las etapas fundamentales en la evolución de éstas no están todavía representadas de forma adecuada en el registro fósil conocido. Las especies de plantas con flores existentes son tan numerosas y tan diversas que organizarlas según una clasificación filogenética ha sido todo un reto. Los sistemáticos han descubierto que las clasificaciones de los primeros taxónomos son generalmente correctas, pero la evolución convergente ha ocasionado graves errores, en especial en la clasificación de la evolución antigua del filo.

La estructura del grano de polen es uno de los caracteres utilizados para trazar la evolución de las Angiospermas. Del mismo modo que en algunas Gimnospermas y que en todas las Monocotiledóneas, los granos de polen de la mayoría de las Angiospermas primitivas poseen una sola abertura de germinación, por ello se denominan *uniaperturados* (Figura 23.6a). Por el contrario, todas las Eudicotiledóneas (la gran mayoría de las Angiospermas), poseen granos de polen triaperturados, lo que facilita la polinización, al existir tres vías por las que el tubo polínico puede emerger (Figura 23.6b). Si la forma de la abertura es como una raja, se dice que el polen es *colpado*, como en el *tricolpado*.



**(a)** La única abertura de germinación en los granos de polen es característica de las Gimnospermas, las Angiospermas primitivas y las Monodicotiledóneas.

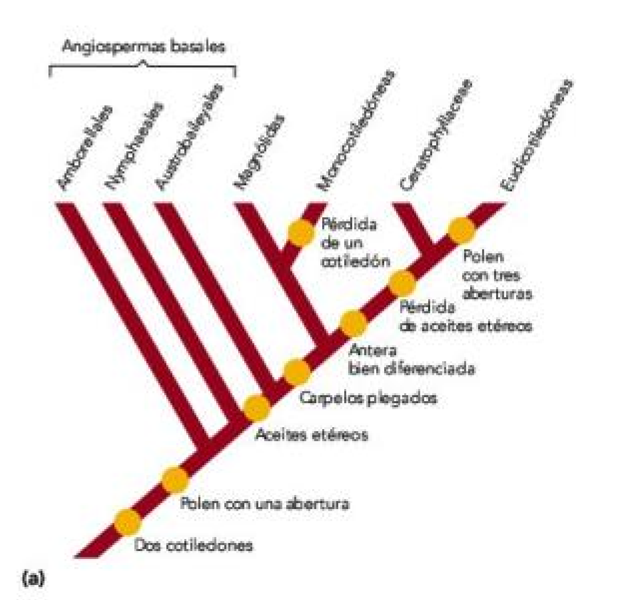


**(b)** Las tres aberturas de germinación en los granos de polen son características de las Eudicotiledóneas, un grupo que comprende la mayoría de las plantas con flores existentes.

**Figura 23.6.** Las aberturas de germinación del grano de polen son un rasgo utilizado para estudiar la evolución.

El verdadero avance en la clasificación de las Angiospermas ha aparecido con el uso de los datos moleculares (Capítulo 16). Los datos de la secuenciación de ADN y ARN acreditan la hipótesis de que Bennettitales, Gnetophyta y las Angiospermas poseen ancestros estrechamente relacionados. En cualquier caso, la naturaleza de estos ancestros sigue siendo objeto de debate.

Tradicionalmente, el filo Anthophyta se ha dividido en dos clases principales: Monocotiledóneas y Dicotiledóneas. Las especies en las que el embrión posee un cotiledón se han clasificado como *Monocotiledóneas*, mientras que las que presentan embriones con dos cotiledones se denominan *Dicotiledóneas*. Esta distinción sigue siendo útil para la diferenciación general de los tipos de Angiospermas. Sin embargo, recientes estudios moleculares han revelado que las Dicotiledóneas no son monofiléticas, y han seguido varias líneas de evolución. La gran mayoría de las Dicotiledóneas se conocen ahora como *Eudicotiledóneas*. Las comparaciones moleculares indican que los otros grupos de Dicotiledóneas, denominadas Angiospermas basales, Magnólidas y Ceratophyllaceae, están estrechamente relacionadas con las primeras Angiospermas, aunque comparten similitudes tanto con las Monocotiledóneas como con las Eudicotiledóneas. La Figura 23.7a esquematiza una hipótesis, basada en gran cantidad de datos moleculares, acerca de las relaciones evolutivas entre los grupos de Angiospermas. La Figura 23.7b resume las características básicas de los cuatro grupos principales: Angiospermas basales, Magnólidas, Monocotiledóneas y Eudicotiledóneas.




(a)

**Figura 23.7.** **Esquema general de las Angiospermas.**
(a) Este diagrama muestra las posibles relaciones evolutivas de los principales grupos de Angiospermas, a tenor de los análisis de secuenciación de nucleótidos. Cerca del 97% de las especies de Angiospermas son Monocotiledóneas o Eudicotiledóneas.
(b) Comparación entre los principales grupos de Angiospermas.

| | **Angiospermas basales** (cerca del 0,5% de las especies de Angiospermas). Ejemplos: *Amborella*, familia de los nenúfares | **Magnólidas** (cerca del 2,5% de las especies de Angiospermas). Ejemplos: familia del laurel, familia de la magnolia, pimienta negra | **Monocotiledóneas** (cerca del 28% de las especies de Angiospermas). Ejemplos: gramíneas, palmeras, orquídeas, azucenas, lirios | **Eudicotiledóneas** (cerca del 69% de las especies de Angiospermas). Ejemplos: rosas, uvas, robles, manzanas, guisantes |
|---|---|---|---|---|
| **Flores** | Normalmente disposición helicoidal | Normalmente disposición helicoidal | Normalmente disposición verticilada | Normalmente disposición verticilada |
| | A menudo, numerosas partes florales | Entre pocas y numerosas partes florales | Frecuentemente, número de partes florales múltiplo de tres | Frecuentemente, número de partes florales múltiplo de cuatro o cinco |
| | Carpelos cerrados por secreciones | Carpelos cerrados por células | Carpelos cerrados por células | Carpelos cerrados por células |
| | El estigma suele extenderse a lo largo del carpelo | En ocasiones, el estigma se extiende a lo largo del carpelo | Estigma reducido a la punta del carpelo | Estigma reducido a la punta del carpelo |
| | Carpelos en forma de tubo | Carpelos plegados | Carpelos plegados | Carpelos plegados |
| | Anteras y filamentos vagamente diferenciados | Anteras y filamentos vagamente diferenciados | A menudo, anteras y filamentos bien diferenciados | Anteras y filamentos bien diferenciados |
| **Polen** (*véase* la Figura 23.6) | Una abertura | Una abertura | Una abertura | Tres aberturas |
| **Semillas** (*véase* la Figura 3.11) | Dos cotiledones | Dos cotiledones | Un cotiledón | Dos cotiledones |
| **Patrón de nervadura foliar** (*véase* la Figura 4.19) | Normalmente reticulado | Normalmente reticulado | Normalmente paralelo | Normalmente reticulado |
| **Haces vasculares en el tallo** (*véase* la Figura 4.10) | Normalmente formando un anillo | Normalmente formando un anillo | Disposición dispersa | Normalmente formando un anillo |
| **Sistema radicular** (*véase* la Figura 4.1) | Normalmente axonomorfo | Normalmente axonomorfo | Normalmente fasciculado | Normalmente axonomorfo |

(b)

Las Angiospermas basales se componen de varias familias de hierbas y arbustos leñosos. Aunque no son monofiléticas, se engloban en el mismo grupo como las plantas con flores más primitivas. La mayoría está extinta, y sus parientes vivos constituyen aproximadamente el 0,5% de las especies de Angiospermas actuales. Se piensa que los ancestros extintos de las Angiospermas basales comprendían las primeras Angiospermas, que dieron lugar a todas las demás. Las Angiospermas basales existentes, que en su mayoría crecen en los Trópicos, poseen flores polinizadas por insectos, bisexuales y de simetría radial; generalmente con una disposición helicoidal de las partes de la flor, incluidos los sépalos y pétalos, que parecen iguales. Comparten tres caracteres importantes que se consideran primitivos en las Angiospermas. En primer lugar, los granos de polen tienen una única abertura. En segundo lugar, los carpelos forman un tubo cuyos bordes se encuentran sellados por secreciones, mientras que, en la mayoría del resto de las Angiospermas, el carpelo está plegado longitudinalmente por la mitad, con los bordes soldados por una capa continua de células epidérmicas. En tercer lugar, el estigma se extiende hacia abajo por el lado del carpelo donde se encuentran los bordes, en lugar de limitarse a la parte superior del carpelo, como en la mayoría de las Angiospermas. Además de la estructura del polen y de los carpelos, varios grupos de Angiospermas basales se diferencian de la mayoría de las Angiospermas porque carecen de vasos, o porque los que poseen parecen traqueidas.

Entre las Angiospermas basales existentes se encuentran miembros de los órdenes Amborellales, Nymphaeales y Austrobaileyales. El único miembro vivo del orden Amborellales es *Amborella trichopoda*, un arbusto que sólo se encuentra en la isla de Nueva Caledonia, en el Pacífico Sur (Figura 23.8a). Los análisis moleculares han demostrado que *Amborella* pertenece a una línea evolutiva que surgió antes que las otras Angiospermas basales, lo que la convierte en una descendiente de las Angiospermas más primitivas. Entre otros rasgos primitivos, *Amborella* carece de vasos y su polen posee una única abertura vagamente definida. El orden Nymphaeales comprende la familia del nenúfar (Nymphaeaceae). La estructura foliar de los nenúfares se ha visto modificada mediante evolución convergente para los medios acuáticos, pero la estructura floral es similar a la mayoría del resto de las Angiospermas basales en tanto posee muchos estambres, además de carpelos tubulares con los bordes sellados por secreciones (Figura 23.8). El orden Austrobaileyales engloba algunas familias de arbustos y hierbas tropicales. Un grupo de investigadores de China y Estados Unidos han descubierto recientemente fósiles de una familia de Angiospermas basales extintas, Archaefructaceae, que podrían representar un cuarto orden.



**(a)** *Amborella trichopoda* es el vegetal vivo más estrechamente relacionado con las primeras Angiospermas.



**(b)** *Nymphaea*, un miembro de la familia del nenúfar, posee numerosos estambres, una característica de las Angiospermas basales primitivas.

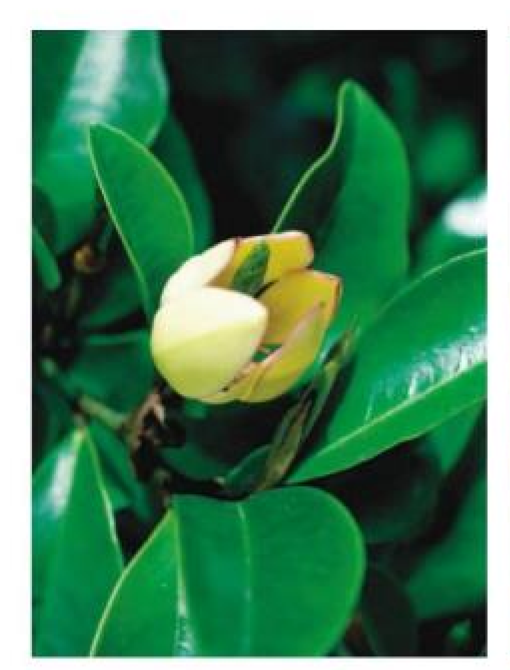
**Figura 23.8. Angiospermas basales.**
Seis familias de Angiospermas basales existentes están estrechamente relacionadas con las primeras plantas con flores.

Las Magnólidas son un grupo monofilético de cerca de 20 familias. A diferencia de las Angiospermas basales, poseen carpelos cerrados por células, en lugar de los carpelos tubulares más primitivos sellados por secreciones. No obstante, las Magnólidas también presentan rasgos primitivos, como la disposición en espiral de las partes de la flor, la presencia frecuente de numerosos estambres con filamentos y anteras vagamente diferenciados, múltiples

carpelos, y granos de polen con una única abertura. Las Magnólidas fabrican aceites etéreos, los cuales son responsables del aroma de la nuez moscada y de las hojas de laurel. Los aceites etéreos también aparecen en las Monocotiledóneas, pero no en la mayoría de las Dicotiledóneas. Probablemente las Magnólidas surgieran hace unos 130 millones de años, a partir de un ancestro común a las Angiospermas basales, y los grupos existentes están formados por plantas tanto leñosas como herbáceas. Algunos ejemplos de Magnólidas leñosas son los arbustos y árboles que constituyen la familia del laurel (Laureaceae) y la familia de la magnolia (Magnoliaceae) (Figura 23.9a). Los ejemplos de Magnólidas herbáceas los encontramos en la familia de la pimienta (Piperaceae) (Figura 23.9b). En ocasiones, las Magnólidas herbáceas y las Angiospermas basales son denominadas informalmente paleohierbas («hierbas antiguas»). En general, las Magnólidas constituyen cerca del 2,5% de las especies de Angiospermas existentes.

Algunos científicos han sugerido que las plantas con flores deberían clasificarse como filo Magnoliophyta en lugar de como filo Anthophyta. No obstante, esta sugerencia nace en parte de la visión de que las Magnólidas son basales para otras Angiospermas. Aunque las Magnólidas mantienen el polen y la estructura vascular primitivos, recientes pruebas moleculares indican claramente que no son basales en la evolución de las Angiospermas. Como se muestra en la Figura 23.7a, las Magnólidas comparten un ancestro con las Monocotiledóneas, Ceratophyllaceae y las Eudicotiledóneas. Sin embargo, este ancestro no lo comparten las Angiospermas basales.

Al igual que las Angiospermas basales y las Magnólidas, el polen de las Monocotiledóneas posee una abertura. No obstante, a diferencia del resto de las Angiospermas, las Monocotiledóneas poseen embriones con un cotiledón y suelen tener hojas con nervadura paralela (en lugar de reticulada) tallos con haces vasculares dispersos, un sistema radicular fasciculado y su número de partes florales múltiplo de tres. Las Monocotiledóneas, junto con las Magnólidas, surgieron hace entre 125 y 130 millones de años, a partir de ancestros comunes a las Eudicotiledóneas, que probablemente fueran también ancestros de Ceratophyllaceae. Cerca del 28% de las especies de Angiospermas existentes son Monocotiledóneas.



(a) *Michelia figo*, miembro de la familia de la magnolia, es un ejemplo de magnólida leñosa.



(b) *Piper nigrum*, miembro del género *Piper* (pimienta), es un ejemplo de magnólida herbácea.

**Figura 23.9. Las Magnólidas.**

Comprenden 20 familias de Dicotiledóneas, representan cerca del 2,5% de las especies de Angiospermas vivas. Son un grupo monofilético que surgió después de las Angiospermas basales.

Los únicos miembros vivos de Ceratophyllaceae son los del género *Ceratophyllum*. Estas plantas acuáticas se han reducido y se han simplificado al vivir bajo el agua. No poseen raíces, y las pequeñas hojas carecen de estomas, dependiendo en su lugar de la difusión para el paso de los gases. Los estudios de secuenciación molecular no acaban de resolver la posición de estas plantas con respecto a los otros grupos de Angiospermas.

La gran mayoría de las Angiospermas poseen embriones con dos cotiledones, y su grupo mayor se conoce como *Eudicotiledóneas* («verdaderas Dicotiledóneas»), que constituyen alrededor del 69% de las especies de Angiospermas vivas. Son únicas entre las Angiospermas en el sentido de que sus granos de polen poseen tres aberturas. A diferencia del resto de las Angiospermas, salvo Ceratophyllaceae, las Eudicotiledóneas siempre poseen estambres con filamentos y anteras bien diferenciados, y la mayoría de ellas carecen de aceites etéreos. El número de partes florales suele ser múltiplo de cuatro o cinco. Las Eudicotiledóneas surgieron a partir de un ancestro común a las Monocotiledóneas, Magnólidas y Ceratophyllaceae. Este ancestro vivió hace entre 125 y 130 millones de años.

Conforme a las pruebas anatómicas, de desarrollo y moleculares, los sistemáticos dividen ahora las más de 150.000 especies de Eudicotiledóneas en dos grupos principales: Eudicotiledóneas basales y núcleo de Dicotiledóneas. Las Eudicotiledóneas basales, llamadas así porque fueron las primeras Eudicotiledóneas, comprenden cerca de una docena de familias importantes en los órdenes Ranunculales y Proteales. El núcleo de las Dicotiledóneas engloba la mayoría de familias, y actualmente se divide en tres grupos: Cariofílidas, Rósidas y Astéridas. Las Cariofílidas, con dos órdenes, son un clado (grupo monofilético) distinguible, basado en características relativas a la testa, los vasos del xilema, el polen y otros caracteres estructurales. Algunos ejemplos son los cactus y los claveles. Las Rósidas incluyen muchos grupos que forman nódulos radicales que contienen bacterias fijadoras de nitrógeno. Son ejemplos las uvas, los geranios y las violetas. Las pruebas moleculares sugieren que este grupo no es monofilético y debería probablemente dividirse en varios grupos. Las Astéridas comprenden vegetales con tegumentos únicos, un megasporangio de pared fina y la presencia frecuente de compuestos químicos denominados *iridoides*. Son ejemplos el té, los cardos y los girasoles. Las pruebas moleculares sugieren que este grupo es monofilético. Agrupar en estas categorías el gran núcleo de Dicotiledóneas sirve de estructura básica para dividir las más de 450 familias. En los años venideros, el número de grupos podría incrementarse a medida que se vaya ordenando o clorificando la taxonomía de las Rósidas.

## Durante el Período Cretácico, las Angiospermas se expandieron rápidamente por todo el mundo

El Período Cretácico comenzó hace 144 millones de años y terminó hace 65 millones de años. Las Angiospermas no aparecen en gran cantidad en el registro fósil hasta los últimos 30 millones de años de dicho período, un lapso de tiempo relativamente corto evolutivamente hablando. Por consiguiente, en términos evolutivos, el origen y la expansión de las Angiospermas puede describirse como algo repentino, un desarrollo que el mismo Darwin calificó de «un misterio abominable». No sabemos exactamente dónde se originaron las primeras Angiospermas, o por qué motivo exacto se adaptaban mejor a muchos medios que las Gimnospermas y las plantas sin semillas. Con todo, el número de especies de Gimnospermas comenzó a decaer, hasta alcanzar las sólo cerca de 760 especies que quedan hoy en día. La llamada radiación adaptativa primaria de las plantas con flores es similar en su alcance a la rápida extensión de las Gimnospermas, cuando evolucionaron por primera vez como exitosas plantas con semillas.

Cuando hace unos 130 millones de años aparecieron las Angiospermas, los principales continentes del sur (África, América del Sur, La India, La Antártida y Australia) se encontraban unidos en el macrocontinente de Gondwana. Un macrocontinente del norte, denominado Laurasia (América del Norte, Europa y Asia), se encontraba conectado a Gondwana por el extremo norte de África y por América Central. La climatología variaba desde extremadamente tropical, a lo largo del ecuador, hasta bastante árida y fría, en las regiones al norte y al sur de éste. Los vínculos continentales permitían a las principales familias de Angiospermas expandirse por varios continentes. Cuando los macrocontinentes se fragmentaron durante el Período Cretácico, la variación en el clima de los diferentes continentes influyó en la diversificación de las Angiospermas por adaptación.

Los resultados de la radiación primaria de las Angiospermas pueden observarse en la distribución geográfica original de determinadas plantas de cultivo. El trigo, las patatas, las fresas y otros vegetales de cultivo se plantan ahora en todo el mundo. Sin embargo, cada especie de cultivo surgió en un lugar geográfico concreto durante la radiación adaptativa primaria de las Angiospermas. La agricultura surgió en algún momento hace entre 5.000 y 12.000 de años, cuando el ser humano comenzó a cultivar vegetales en varios lugares, además de recolectarlos de la naturaleza. Por ejemplo, el cultivo de trigo y cebada comenzó hace unos 11.000 años en la Media Luna Fértil, un área que

hoy comprende parte de Turquía, Irak, parte de Irán, Siria, Jordania, Israel y parte de Egipto, y gradualmente se expandió hacia el oeste y hacia el norte de Europa. La agricultura comenzó de forma más reciente en China, La India, Sudamérica y África. Al cultivar plantas alimenticias, el ser humano inició un proceso de selección artificial por el que las semillas, plántulas o fragmentos de los mejores vegetales se guardaban para la siguiente plantación. Este proceso dio paso a una migración de Angiospermas seleccionadas mediante el ser humano, pues las semillas eran transportadas a largas distancias en caravanas comerciales, por exploradores y por inmigrantes.

En 1916, el botánico ruso N. I. Vavilov continuó el trabajo de anteriores botánicos en la identificación de los lugares geográficos en los que se domesticaron, por primera vez, las plantas de cultivo. Buscó las regiones donde crecían los parientes silvestres de dichos cultivos y propuso inicialmente ocho centros principales de diversidad de los cultivos (Figura 23.10). Más tarde, Vavilov amplió dicho número y propuso que la región con la mayor diversidad genética de una especie era también su centro de origen. Algunos investigadores recientes han cuestionado tal conclusión, argumentando que los «centros de origen» podrían ser simplemente los lugares donde se produjo más recombinación genética. Asimismo, la extensión del cultivo de vegetales por todo el mundo ha hecho más difícil descifrar los orígenes de las especies de cultivo. Aunque se sigue debatiendo sobre el lugar y el número de centros de la diversidad de cultivos, la investigación de Vavilov y otros estudios similares siguen siendo útiles en los intentos de conservar la diversidad de cultivos alimenticios. Mundialmente, los tres cultivos alimenticios más importantes son el arroz, el trigo y el maíz. El cuadro *Evolución* de la página 563 aporta una visión de sus orígenes.

## Repaso de la sección

1. **Explica por qué las características de las Angiospermas podrían facilitarles la supervivencia.**
2. **Describe las tendencias evolutivas principales en la estructura de las flores.**
3. **Compara y contrasta los cuatro grupos principales de Angiospermas: Angiospermas basales, Magnólidas, Monocotiledóneas y Eudicotiledóneas.**
4. **¿Acaso el origen y expansión de las Angiospermas sigue siendo un misterio? Explica tu respuesta.**

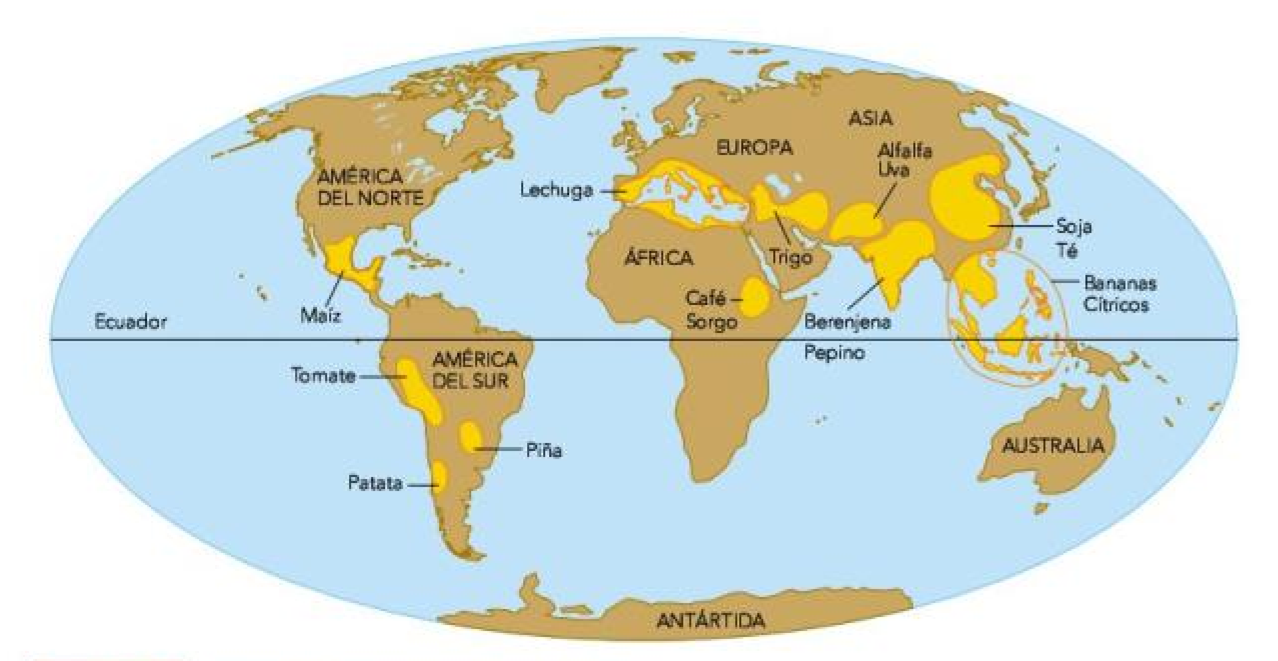



**Figura 23.10. Centros de diversidad de cultivos de Vavilov.**
Este mapa indica los posibles centros de diversidad y origen de varios cultivos, como sugirió el genetista vegetal ruso N. I. Vavilov. Los cultivos seleccionados que se detallan para cada centro son muestra de que la distribución de las especies vegetales no era uniforme en todo el mundo. La investigación de Vavilov sentó las bases para los posteriores proyectos consagrados a mantener la diversidad de cultivos alimenticios.

# Estudio de la diversidad de Angiospermas

Las Angiospermas son un grupo monofilético de plantas de gran éxito. El hecho de que un grupo tan grande sea monofilético es indicativo del éxito de las adaptaciones estructurales y reproductoras que se observan en el filo Anthophyta. Los dos mayores grupos de plantas con flores, común e históricamente designados como subfilos o clases, son las Monocotiledóneas y Eudicotiledóneas. No obstante, como se dijo antes, los datos moleculares recientes indican que el filo consta de al menos cuatro grupos principales: Angiospermas basales, Magnólidas, Monocotiledóneas y Eudicotiledóneas. Como grupo mayor, las Eudicotiledóneas se dividen a su vez en Eudicotiledóneas basales y en el resto de las Eudicotiledóneas. Por encima del nivel de familia y orden, no existe concierto en los términos que deberían aplicarse a los diversos grupos. La mayoría de los sistemáticos vegetales tratan simplemente de identificar los clados, sin determinar qué grupos son subfilos, superclases, clases o subclases.

Las especies de Angiospermas se agrupan en muchas familias, cada una de las cuales posee rasgos característicos y puede encontrarse en una serie de hábitats específicos. Las Angiospermas son especialmente diversas en cuanto a la anatomía floral y frutal, al tamaño y forma del esporófito, y al grado de adaptación convergente a los distintos medios. Como estudiamos en el Capítulo 16, las similitudes pueden deberse a la evolución convergente, en lugar de a la existencia de un ancestro común. La secuenciación molecular ha sido de gran ayuda en la determinación de las relaciones filogenéticas.

## El filo Anthophyta comprende más de 450 familias, clasificadas principalmente por la estructura de la flor

Las más de 250.000 especies de plantas con flores aparecen en más de 13.000 géneros, que se encuentran agrupados en más de 450 familias. Las familias se suelen clasificar según la estructura de las flores, frutos, hojas y tallos. Las características bioquímicas, como la presencia o ausencia de determinados alcaloides, son también importantes en la clasificación. En la práctica, la estructura de las flores suele desempeñar un papel principal en la asignación de las especies a géneros, de géneros a familias, y de familias a órdenes. Los miembros de una familia concreta suelen compartir ciertos caracteres relativos a estas estructuras, aun cuando la evolución convergente ha modificado otros.

Los sistemáticos que son expertos en determinadas familias aprenden a reconocer a muchos miembros de las familias, ya posean o no rasgos observables a simple vista. Los sistemáticos emplean tres tipos de datos para clasificar los vegetales: (1) caracteres estructurales y bioquímicos observables; (2) caracteres que precisan de un equipo microscópico o analítico para ser determinados, y (3) datos moleculares que requieren aparatos de secuenciación de ADN o ARN, con equipos informáticos accesorios para la determinación y el análisis.

Cada familia se distingue por una combinación de caracteres, en lugar de por un único rasgo. No obstante, los caracteres específicos pueden ser frecuentemente diagnósticos de una familia, como en el caso de la forma cuadrada del tallo y las hojas aromáticas de muchos vegetales en la familia de la menta o Lamiaceae. Decir que dichos caracteres son diagnósticos para una familia quiere decir que son fuertes indicadores de que una especie es miembro de una familia, aunque no necesariamente son una prueba. Por ejemplo, una planta aromática de tallo cuadrado probablemente sea una menta, pero algunas mentas carecen de tallos cuadrados u hojas aromáticas, del mismo modo que plantas de otras familias pueden tener uno de estos rasgos o incluso ambos. En ocasiones, una combinación de caracteres menos distintivos puede indicar que una especie pertenece a una familia concreta. En los últimos años, la secuenciación de ADN y ARN ha aportado información útil sobre las relaciones en las familias y entre ellas.

Las solanáceas (familia de la belladona o la patata) son un ejemplo de cómo se identifican los miembros de una familia por un conjunto de caracteres en lugar de por un rasgo particular. Por lo general, el número de partes florales de las solanáceas es múltiplo de cinco, los pétalos se encuentran fusionados en una corola fruncida, los frutos son bayas, los ovarios de las flores individuales son súperos, los tallos son redondos y la disposición foliar es alterna (Figura 23.11). Los miembros de las solanáceas, como la tomatera, suelen desprender olores notoriamente desagradables cuando las hojas se aplastan. Pese al hecho de que la mayoría de los miembros de la familia no comparten un rasgo fácilmente observable, son reconocibles para cualquiera que esté familiarizado con el grupo.

En algunas familias, los caracteres diagnósticos son más inusuales y, consecuentemente, más fáciles de observar, como los tallos cuadrados y las hojas aromáticas de muchos miembros de Lamiaceae. Las especies en la familia de

EVOLUCIÓN

## Los orígenes del maíz, trigo y arroz domesticados

El maíz (*Zea mays* subespecie *mays*), se originó en México o América Central. La domesticación del maíz se produjo mediante la mejora selectiva del teosinte (*Zea mays* subespecie *parviglumis*), una gramínea silvestre estrechamente emparentada del sur de México. El teosinte produce dos filas de frutos o granos, y cada grano está rodeado de una testa leñosa, que hace difícil moler los granos para hacer cualquier comida de maíz. Los acontecimientos clave en la domesticación del maíz se desconocen, pero el descubrimiento de mutantes de teosinte sin testas y más granos fue importante.

El trigo se originó en las montañas de Siria, Jordania, Turquía y el sur de Rusia. El trigo duro es un híbrido natural de dos especies de gramíneas. El trigo del pan contiene genes de una tercera gramínea. Allá por el 5.000 a. C., el trigo del pan se cultivaba en Egipto, La India, China y el norte de Europa. Aparentemente, este trigo se domesticaba en las mismas regiones generales que el trigo duro, que se emplea para hacer pasta.

La especie del arroz *Oryza sativa* cuenta con tres variedades, lo que indica que fue domesticada al menos en tres ocasiones, probablemente en algún lugar de Asia. La variedad *indica* de *Oryza sativa*, que se cultiva en el sur de China, en La India y en el Sudeste Asiático, podría haber sido precursora de la variedad *japonica*, que se cultiva en el norte de China, en Japón y Corea. También es posible que las dos variedades surgieran por separado a partir de ancestros de arroz primitivos. Una tercera variedad, *javonica*, se cultiva en Indonesia. Otra especie de arroz, *Oryza glaberrima*, se cultiva en algunas regiones de África. Como, durante milenios, el arroz ha sido objeto de mezcla directa en muchos lugares, incluso los datos moleculares pueden no ser capaces de solucionar el misterio de sus orígenes. Muchos europeos sólo conocen uno o dos tipos de arroz, pero un típico mercado asiático puede tener hasta 50 variedades, únicas en sabor y consistencia.

Teosinte.





Arroz.



Trigo duro.



**Figura 23.11.** *Physalis*, un miembro de las Solanáceas.

La corola soldada y plegada de este *Physalis angulata*, que con frecuencia tiene forma pentagonal, es típica de la familia.

la menta suelen poseer flores con simetría bilateral (zigomorfa), y el número de partes florales es múltiplo de dos o cuatro, los pétalos soldados se organizan en dos labios, los ovarios son súperos, los frutos están formados por cuatro pequeñas partes, los tallos son cuadrados, y la disposición foliar es opuesta. Muchas especies de menta producen un olor «mentolado» característico cuando las hojas se aplastan. La combinación de tallos cuadrados, hojas opuestas y flores con simetría bilateral es fácilmente observable, se utiliza en guías de determinación y suele ser diagnóstica de la familia (Figura 23.12).

## Algunas familias ilustran la diversidad estructural de las flores y los frutos

Las familias de plantas con flores se distinguen por un conjunto de caracteres. Una especie particular en una familia poseerá muchos, aunque no necesariamente todos ellos. Fundamentalmente nos centraremos en la estructura de la flor como el rasgo diagnóstico utilizado con mayor frecuencia para identificar la familia. Podemos repasar el Capítulo 6 para ver las descripciones e imágenes de las diferentes estructuras florales y frutales. Los siguientes ejemplos incluyen algunas de las mayores familias de Angiospermas, además de reflejar la amplia diversidad dentro del filo.

La familia de las gramíneas (Poaceae o Gramineae) contiene cerca de 10.000 especies de Monocotiledóneas, en las



**Figura 23.12.** *Salvia*, un miembro de Lamiaceae.

Las flores de esta salvia, *Salvia guaranitica*, son típicas de Lamiaceae, la familia de la menta. Las flores de esta familia suelen tener simetría bilateral y se localizan en la parte superior de tallos, generalmente cuadrados con hojas opuestas.

que se incluyen casi todos los cereales, plantas productoras de granos; lo que la convierte en la familia más importante como fuente de alimento para el ser humano. Al igual que muchas Angiospermas primitivas, la mayoría de las gramíneas dependen del viento para la polinización. La mayor parte de las especies poseen tallos finos, relativamente cortos, aunque, en especies como el bambú tropical, los tallos son bastante gruesos y altos. Las flores de gramíneas no son muy vistosas y pueden ser bisexuales o unisexuales, según la especie. Como vimos en la introducción del capítulo, el maíz es una gramínea con flores unisexuales. Sin embargo, la mayoría de las especies de gramíneas poseen flores bisexuales (Figura 23.13). Las anteras penden de filamentos largos y finos, lo que facilita al polen mezclarse con la brisa. Los granos de polen en sí son secos y de paredes finas; esto permite al viento transportarlos a mayores distancias. El fruto es una cariópside de




# EL FASCINANTE MUNDO DE LAS PLANTAS

## Una orquídea recientemente descubierta

En mayo de 2002, el dueño de un jardín de infancia del estado de Virginia, que viajó a Perú, compró una orquídea que jamás había visto en un puesto callejero por unos 5 euros. La flor de color magenta y púrpura medía 15,2 centímetros de ancho, en un tallo de 30,5 centímetros de altura. Resultó ser una especie de orquídea desconocida para la ciencia. Sabedor de la importancia de su descubrimiento, regresó tres días más tarde para comprar más ejemplares, pero descubrió que la ladera completa de flores, el único lugar conocido de la especie, ya había sido arrasada por los recolectores que querían venderlas. La orquídea previamente no clasificada fue posteriormente identificada como un miembro del género *Phragmipedium*, y recibió el nombre de *Phragmipedium kovachii*, por el apellido del dueño del jardín de infancia. El tamaño y color único de la orquídea la hizo valer potencialmente millones, si se cultivaba provechosamente. Sin embargo, el dueño de la guardería fue incapaz de rentabilizar su descubrimiento. Al llevarse la planta desde Perú hasta Florida, había violado involuntariamente la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas (CITES).



Una orquídea recientemente descubierta, *Phragmipedium kovachii*.

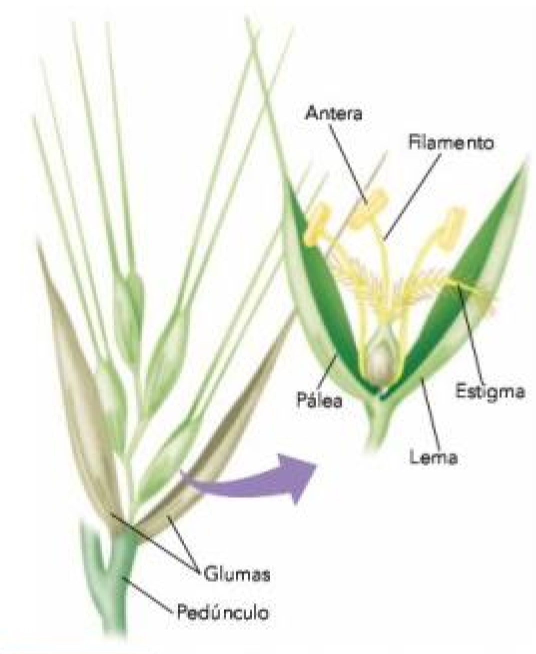



**Figura 23.13. Poaceae, familia de las gramíneas.** Esta familia incluye casi todos los cereales, o vegetales productores de granos. Una típica flor de gramínea es bisexual y se encuentra contenida dentro de dos brácteas, denominadas glumas, que se separan a medida que se desarrolla la inflorescencia. Cada flor se encuentra cubierta por dos brácteas adicionales, pálea y lema, que se abren para revelar tres estambres y por lo general dos estigmas que parecen plumas.

una sola semilla, un grano con un único cotiledón prominente denominado escutelo (del latín *scutella*, «escudo pequeño»).

La familia de las orquídeas, u Orchidaceae, son Monocotiledóneas que forman la mayor familia de plantas con flores. Las orquídeas, generalmente localizadas en los Trópicos, son plantas herbáceas, muchas de las cuales son epífitas. Los cálculos del número de especies varían entre 20.000 y 38.000, debido a que los expertos no se ponen de acuerdo en lo que es una variedad y lo que es una especie, y también porque las selvas contienen muchas especies desconocidas (*véase* el cuadro *El fascinante mundo de las plantas* en esta misma página). La mayoría de las flores de orquídeas poseen simetría bilateral y tres o menos de cada tipo de hoja modificada. Por ejemplo, los pétalos suelen estar en grupos de tres, mientras que los estambres suelen ser uno o dos. Los pétalos son grandes y vistosos, generalmente con dos pétalos laterales que flanquean uno central en forma de cuenco con un labio largo que aloja a los polinizadores (Figura 23.14a). Con frecuencia, los pares de anteras se separan de la planta como estructuras libres denominadas *polinios*. El fruto es una cápsula y contiene semillas sin endosperma. Los embriones son bastante pequeños comparados con los de otras plantas, y las semillas son liberadas cuando los embriones están inmaduros. Normalmente, las semillas de las orquídeas precisan de un compañero fúngico para germinar e iniciar el desarrollo de la plántula.



(a) Una orquídea típica, *Paphiopedilum fairrieanum.*



(b) La margarita posee una cabezuela compleja compuesta por pequeñas flores radiadas, amarillas, rodeadas de grandes flores liguladas.

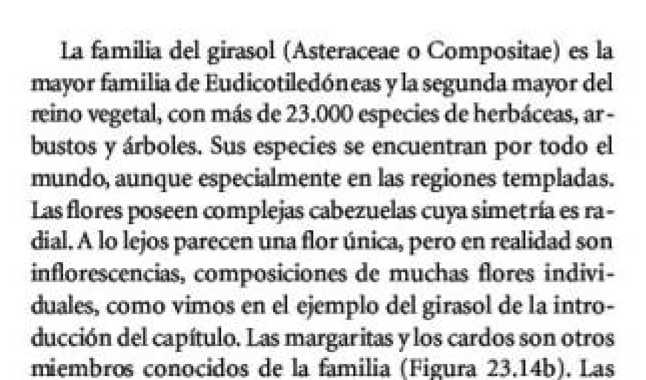


(c) El guisante dulce, *Lathyrus odoratus*, es una leguminosa cuyas flores presentan simetría bilateral.



(d) En estas flores de calabacín (*Cucurbita pepo*), la flor femenina es mayor que la masculina, algo típico de las cucurbitáceas.





(e) Amentos masculinos y femeninos de *Salix discolor*.



(f) La flor más pequeña del mundo es *Wolffia microscopica*, comúnmente conocida como lenteja de agua, pues parece una partícula de comida en el agua. Cada hoja mide menos de 1 milímetro de anchura, y los estambres sobresalen sólo medio milímetro.

**Figura 23.14.** Ejemplos de diversidad en la estructura floral.

La familia del girasol (Asteraceae o Compositae) es la mayor familia de Eudicotiledóneas y la segunda mayor del reino vegetal, con más de 23.000 especies de herbáceas, arbustos y árboles. Sus especies se encuentran por todo el mundo, aunque especialmente en las regiones templadas. Las flores poseen complejas cabezuelas cuya simetría es radial. A lo lejos parecen una flor única, pero en realidad son inflorescencias, composiciones de muchas flores individuales, como vimos en el ejemplo del girasol de la introducción del capítulo. Las margaritas y los cardos son otros miembros conocidos de la familia (Figura 23.14b). Las moscas, mariposas y abejas se sienten atraídas por las inflorescencias de varias especies de la familia. Los sépalos de muchas especies se modifican considerablemente para formar cerdas o escamas, que pueden tener barbas o pelos y colaborar en la dispersión de las semillas, como en el caso del diente de león. El fruto es un aquenio, que es un fruto pequeño y fino que contiene una semilla única unida a la pared del fruto por un solo punto. Los pelos asociados al fruto del diente de león son sépalos modificados y se conocen con el nombre de vilano. Lo que llamamos «semilla» de girasol es en realidad un aquenio.

La familia de las leguminosas (Fabaceae o Leguminosae) es la tercera más grande en el reino vegetal, y contiene más de 18.860 especies de Eudicotiledóneas, incluidos herbáceas, arbustos, árboles y lianas que crecen por todo el mundo. En la mayoría de las especies, las flores de simetría bilateral poseen un carpelo, y el resto de piezas florales es múltiplo de cinco (Figura 23.14c). Los frutos suelen ser legumbres, como los guisantes o judías. A menudo, las semillas tienen poco endosperma, si es que lo tienen, y los embriones cuentan con cotiledones carnosos que almacenan cantidades considerables de alimento. Las hojas son alternas y compuestas. Algunas leguminosas presentan nictitropismo; se eleva las hojas por la mañana y se bajan por la noche. Muchas especies forman asociaciones mutualistas con bacterias fijadoras de nitrógeno, que habitan en los nódulos de las raíces. De este modo, estas leguminosas incrementan la fertilidad del suelo, lo que es muy importantes para la agricultura y la ganadería.

Las cucurbitáceas (Cucurbitaceae), o familia de la calabaza, es un grupo de Eudicotiledóneas que contiene más de 800 especies de hierbas y trepadoras, incluidas muchas plantas conocidas como el calabacín, el melón y la calabaza. En la mayoría de las especies, las flores son unisexuales y su simetría es radial, en las que el número de piezas es múltiplo de cinco. Las especies unisexuales suelen producir flores masculinas y femeninas en diferentes momentos durante el período vegetativo, el cual viene determinado por los polinizadores (Figura 23.14d). El fruto es una baya que posee muchas semillas. Los tallos suelen presentar cinco ángulos, y de ellos salen zarcillos que se enrollan.

Las salicáceas (Salicaceae), o familia del sauce, es un grupo de Eudicotiledóneas compuesto básicamente por árboles y arbustos, como el sauce, el chopo y el álamo. La polinización de las especies corre a cargo del viento y de los insectos, y las flores están dispuestas en inflorescencias alargadas, unisexuales, denominadas *amentos* (Figura 23.14e). Algunas especies producen néctar aromático, mientras que en otras los brotes son aromáticos. El número de piezas florales es múltiplo de entre tres y ocho. Los frutos (cápsulas) liberan muchas semillas diminutas que contienen muy poco endosperma o ninguno. En algunas especies conocidas, como el sauce, las semillas poseen pelos algodonosos que colaboran en la dispersión por el viento.

Lemnaceae, o familia de la lenteja de agua, comprende las plantas con flores más pequeñas (Figura 23.14f). En algunas especies, la planta entera mide menos de un milímetro de anchura. Los miembros de las lemnáceas carecen del típico cuerpo vegetal primario compuesto de tallo, hojas y raíz. Por el contrario, el diminuto vegetal consta de una o más estructuras foliares ovales que son un tipo de tallo reducido. Algunas especies carecen de raíces. Las lentejas de agua sirven de alimento para muchos animales que viven en lagos y pantanos, aunque las plantas pueden convertirse en una molestia cuando su reproducción vegetativa se descontrola. Algunos sistemáticos clasifican Lemnaceae como subfamilia dentro de una familia herbácea mayor de Monocotiledóneas, denominada Araceae, que incluye vegetales como la cala y el filodendro. Esta desavenencia es un ejemplo de distintos puntos de vista de los sistemáticos. Como estudiamos en el Capítulo 16, algunos son «separatistas o analíticos», a favor de un mayor número de grupos taxonómicos, y otros son «unionistas o sintéticos», los cuales prefieren menos grupos. Como sucede con otros tipos de plantas, la clasificación de las Angiospermas es una labor continua abierta al debate.

### Repaso de la sección

1. **¿Se puede identificar a un miembro de una familia de plantas por sus caracteres únicos? Justifica tu respuesta.**
2. **Elige dos de las familias descritas. Para cada una, explica de qué manera alguien no habituado a la familia podría tratar de identificarla como miembro de dichas familias.**

## RESUMEN

Las plantas con flores, o Angiospermas, constituyen el filo Anthophyta, y son las plantas más extendidas por todo el mundo, con más de 250.000 especies. Son el último grupo importante de plantas que evolucionó, pues aparecieron hace entre 130 y 145 millones de años.

### Reproducción sexual en las plantas con flores

**Las Angiospermas, como las Gimnospermas, poseen un esporófito dominante y un gametófito dependiente (págs. 547-549)**

Los gametófitos reducen el número de células con respecto a los de las Gimnospermas. Los granos de polen se desarrollan en el interior de las anteras a partir de esporas, formadas mediante las divisiones meióticas de los microsporocitos. Los megagametófitos se convierten en óvulos. La meiosis de la célula madre de las megásporas produce cuatro megásporas. Una sobrevive para producir un megagametófito. Un tubo polínico hace llegar dos células espermáticas, cuyo resultado es una doble fecundación, en la que una célula espermática se une a la ovocélula para producir un zigoto, y la otra se combina con dos núcleos polares para crear el endosperma. Cada óvulo que experimenta una doble fecundación exitosa es potencialmente una semilla.

**Tanto la autopolinización como la polinización cruzada son típicas de las Angiospermas (págs. 549-551)**
Mientras que la dependencia del viento para la polinización es típica de algunas familias, muchas Angiospermas dependen de los polinizadores atraídos por los colores, el olor, el néctar y el polen de las flores. Al moverse de planta a planta, facilitan la polinización cruzada. Las relaciones vegetal-polinizador son ejemplos de coevolución.

## Evolución de la flor y del fruto

**Las ventajas selectivas de las plantas con flores son responsables de parte de su éxito (págs. 552-554)**
El éxito de las plantas con flores se debe en parte a las adaptaciones que evitan la desecación: la presencia de vasos y, normalmente, las hojas caducas. La inclusión de las semillas en un fruto las protege de la pérdida de agua. Las flores suelen atraer a los polinizadores que facilitan la polinización cruzada. Los frutos suelen atraer a los animales que ayudan a dispersar las semillas.

**Las flores han evolucionado a partir de agrupaciones de hojas altamente modificadas (pág. 554)**
La flor es un brote o yema modificado de crecimiento determinado que porta esporófilos. Los microsporangios se localizan en las anteras de los estambres. Los megasporangios se desarrollan en los ovarios de los carpelos. Las tendencias evolutivas comprenden la pérdida del aspecto foliar de los estambres y carpelos, la distinción de los sépalos y pétalos, la reducción y fijación de las partes florales, la disposición verticilada, en lugar de helicoidal, y la simetría bilateral en muchas especies.

**La evolución de las Angiospermas comenzó durante la Era Mesozoica (págs. 554-560)**
Las primeras Angiospermas, conocidas como Angiospermas basales, aparecieron hace 142 millones de años. Más adelante, surgieron otros grupos de Angiospermas: Magnólidas, Monocotiledóneas, Ceratophyllaceae y Eudicotiledóneas. Todos estos grupos están representados por especies vivas: las Monocotiledóneas constituyen cerca del 28% de las especies vivas de Angiospermas, y las Eudicotiledóneas representan cerca del 69%.

**Durante el Período Cretácico, las Angiospermas se expandieron rápidamente por todo el mundo (págs. 560-561)**
A finales del Período Cretácico, las Angiospermas se expandieron por todo el mundo mediante radiación adaptativa. Desde el nacimiento de la agricultura, hace unos 10.000 años, se ha producido una migración de las Angiospermas, utilizadas como plantas de cultivo, inducida por el ser humano.

## Estudio de la diversidad de Angiospermas

**El filo Anthophyta comprende más de 450 familias, clasificadas principalmente por la estructura de la flor (págs. 562-564)**
La estructura del fruto y de la flor se utiliza con frecuencia para la clasificación, y el tallo y las hojas se usan con menor frecuencia. Cada familia cuenta con un gran conjunto de caracteres que ayudan a distinguir a sus miembros. En algunas familias, se pueden utilizar con facilidad uno o más caracteres para la clasificación. En otras familias, son diagnósticos algunos caracteres menos fácilmente observables.

**Algunas familias ilustran la diversidad estructural de las flores y los frutos (págs. 564-567)**
Poaceae (gramíneas) son Monocotiledóneas que dependen del viento para la polinización y que incluyen casi todos los vegetales productores de granos. Orchidaceae (orquídeas), la mayor familia, está compuesta por Monocotiledóneas con pétalos grandes y vistosos que atraen a los polinizadores. Asteraceae (familia del girasol), la mayor de las familias de Eudicotiledóneas, tienen flores con grandes cabezuelas compuestas. Fabaceae (leguminosas) son la tercera familia en tamaño. Las cucurbitáceas (Cucurbitaceae), que comprende el calabacín, el melón y la calabaza, tienen flores unisexuales. Las flores de las salicáceas (Salicaceae, familia del sauce) se disponen en amentos. La familia Lemnaceae comprende las lentejas de agua, que son las plantas con flores más pequeñas del mundo.

## Cuestiones de repaso

1. Compara y contrasta la alternancia de generaciones en las Gimnospermas y Angiospermas.
2. Explica por qué los términos *polinización* y *fecundación* no son sinónimos.
3. ¿Qué es doble en la «doble fecundación», y en qué sentido este proceso es único en las Angiospermas?
4. Explica por qué la coevolución de las plantas con flores y los polinizadores implica relaciones de beneficio mutuo.
5. Compara y contrasta las ventajas selectivas de las Gimnospermas y Angiospermas.
6. Compara la localización de los esporangios en las Angiospermas y Gimnospermas.
7. ¿Qué quiere decir que las flores están formadas por hojas modificadas?



8. Distingue entre Angiospermas basales, Magnólidas, Monocotiledóneas y Eudicotiledóneas.
9. ¿Puede describirse la evolución de las flores como una tendencia hacia una mayor complejidad? Razona tu respuesta.
10. Enumera algunos de los factores que facilitaron la expansión de las Angiospermas.
11. Muchos cultivos se plantan hoy en todo el mundo. ¿Por qué continúan entonces los investigadores buscando los centros de origen de varios de ellos?
12. Utiliza ejemplos de variedades en la estructura floral para ilustrar la idea de que la forma se adapta a la función.

## Cuestiones para reflexionar y debatir

1. ¿Por qué crees que las plantas polinizadas por el viento no suelen tener flores coloridas?
2. Argumenta las ventajas y desventajas de la autopolinización y la polinización cruzada.
3. ¿Qué importancia tiene el descubrimiento de plantas con flores primitivas como *Amborella*?
4. ¿Por qué crees que algunos «fósiles vivientes» como *Amborella* han cambiado muy poco con respecto a sus ancestros fósiles? ¿Son las Angiospermas basales vivas, como *Amborella*, ancestros de otras Angiospermas? Razona tu respuesta.
5. Si la superficie de la Tierra continúa calentándose, ¿qué cambios anticiparías en los tipos de plantas con más éxito?
6. ¿Por qué crees que Darwin describió el origen y expansión de las Angiospermas como «un misterio abominable»?
7. ¿Puede decirse que la expansión de las plantas de cultivo de manos del ser humano es una segunda radiación adaptativa de las Angiospermas? Justifica tu respuesta.
8. ¿Por qué la evolución convergente podría complicar el proceso de clasificación de las plantas con flores?
9. Algunos científicos creen que la clasificación futura dependerá únicamente de los datos moleculares. ¿Estás de acuerdo? Justifica tu respuesta.
10. Como se ha descrito en este capítulo, la producción de un megagametófito con ocho núcleos en siete células tiene lugar en cerca de dos tercios de las especies de plantas con flores. Por ejemplo, en el tercio restante, los vegetales del género *Oenothera* (prímulas u onagras) producen un megagametófito con cuatro células, cada una de ellas con un único núcleo. Una de estas células es el huevo, dos más son sinérgidas, y la cuarta es una célula polar. Dibuja una serie de diagramas que muestren el desarrollo del megagametófito en *Oenothera* y la consiguiente fecundación. ¿Cuál sería la diferencia entre el endosperma de este ejemplo y el de las semillas de la «mayoría de dos tercios»?

## Conexión evolutiva

Los biólogos han especulado que la aparición en el Período Cretácico de dinosaurios herbívoros más pequeños, que se desplazaban en manadas, probablemente provocara la conversión de las áreas previamente forestales a praderas. ¿De qué manera crees que esto pudo haber contribuido a la bien documentada radiación adaptativa de las plantas con flores durante este período a expensas de las Gimnospermas?

## Para saber más

Bernhardt, Peter y John Myers. *The Rose's Kiss: A Natural History of Flowers*. Chicago: University of Chicago Press, 1999. El lector aprende a ser un botánico o un jardinero.

Heywood, Vernon H. *Las plantas con flores*. Barcelona: Reverté Ediciones, 1985. Un clásico de descripción divulgativa de las familias de Angiospermas, sus caracteres diagnósticos y sus géneros más conocidos. Buenas ilustraciones y mapas.

Moggi, Guido y Luciano Giugnolini. *Flores de balcón y de jardín*. Barcelona: Grijalbo, 2003. Este libro recoge la historia de los jardines de flores, las técnicas de jardinería y sugerencias acerca de cómo crear un jardín.

Perry, Frances, ed. *Simon and Schuster's Guide to Plants and Flowers*. Nueva York: Simon and Schuster, 1976. Cada planta se caracteriza por su lugar de origen, su época de floración, el tipo de suelo, y la cantidad de agua y luz solar que necesita para crecer saludablemente.

Schultes, Richard E. y Siri V. Reis. *Ethnobotany: Evolution of a Discipline*. Portland, OR: Timber Press, 1995. Este texto explica la evolución de la Etnobotánica y la importancia de la preservación de las plantas para las generaciones futuras.

UNIDAD CINCO

# Ecología



24

# La Ecología y la Biosfera



*Saguaro National Park* (Parque Nacional de Saguaro), Arizona, EE. UU.

## Factores abióticos en la Ecología

Los factores abióticos son las variables físicas en el medio ambiente de un organismo

La inclinación del eje terrestre es la causante de las estaciones y afecta a la temperatura

El aire circula en la atmósfera conforme a seis células globales

La rotación y topografía de la Tierra afectan a los patrones globales del viento y las precipitaciones

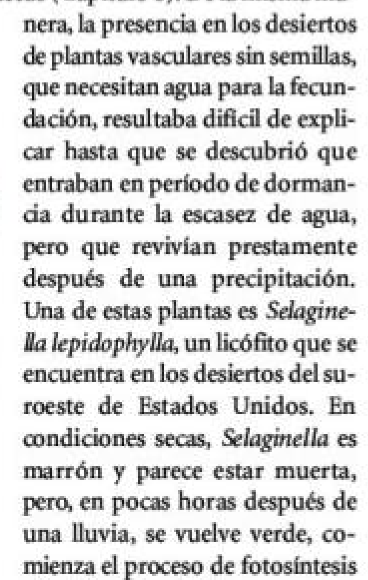
## Ecosistemas

La Biosfera puede dividirse en reinos biogeográficos y biomas

Los biomas terrestres se caracterizan por las precipitaciones, la temperatura y la vegetación

La penetración de luz, la temperatura y los nutrientes son importantes factores abióticos en los biomas acuáticos

Los desiertos de la Tierra son entornos fascinantes donde la escasez de agua es una limitación física predominante para los organismos. Las plantas desérticas han desarrollado un abanico de asombrosas adaptaciones que les permite sobrellevar esta limitación. Muchas retienen agua gracias a su forma de barril o a sus hojas suculentas. Algunas producen hojas sólo durante las estaciones de lluvias, mientras que otras, como las plantas piedra de Sudáfrica, están prácticamente enterradas en el suelo. Otras plantas desérticas abren sus estomas sólo durante la noche, cuando pueden absorber dióxido de carbono e incorporarlo a los ácidos orgánicos que se emplean en el proceso de fotosíntesis durante el día.



Plantas piedra (*Lithops aucampiae*).

Como los vegetales de cualquier entorno, las plantas desérticas interactúan con otros organismos. Una de las interacciones más obvias tiene lugar con los herbívoros. Muchas plantas desérticas, como el *ocotillo*, protegen sus tallos y hojas de los herbívoros produciendo espinas, o almacenando compuestos venenosos o de sabor desagradable. Algunas plantas producen frutos sabrosos que atraen a los animales, que los ingieren y luego esparcen las semillas. Las espinas de los cactus también pueden servir como agentes de dispersión, si logran que se prendan partes del cactus en un animal que pase junto a él. Cuando el animal se asea, los fragmentos del cactus caen al suelo y crecen, formando un nuevo vegetal.



El ocotillo (*Fouquieria splendens*) posee largas espinas que protegen las hojas.

Muchos rasgos anatómicos, reproductores y químicos de los organismos son de gran valor para la supervivencia. En algunos caracteres vegetales, como las espinas, el valor de supervivencia es evidente. En otros, los científicos deben estudiar cuidadosamente la planta y sus interacciones antes de proponer una hipótesis sobre su valor de supervivencia. Por ejemplo, el hecho de que los estomas de muchas plantas desérticas permanezcan cerrados durante el día no tenía sentido, hasta que se descubrió el metabolismo ácido de las crasuláceas (Capítulo 8). De la misma manera, la presencia en los desiertos de plantas vasculares sin semillas, que necesitan agua para la fecundación, resultaba difícil de explicar hasta que se descubrió que entraban en período de dormancia durante la escasez de agua, pero que revivían prestamente después de una precipitación. Una de estas plantas es *Selaginella lepidophylla*, un licófito que se encuentra en los desiertos del suroeste de Estados Unidos. En condiciones secas, *Selaginella* es marrón y parece estar muerta, pero, en pocas horas después de una lluvia, se vuelve verde, comienza el proceso de fotosíntesis y completa su ciclo reproductivo sexual. Este comportamiento es la base de su nombre común, planta de la resurrección.

El desierto es sólo un ecosistema entre una gran variedad en la Tierra, en los que los organismos sobreviven, se reproducen e interactúan con su entorno. El estudio científico de la interacción entre organismos y su medio nos ocupará durante este capítulo y los dos siguientes. En este capítulo, comenzaremos investigando cómo los componentes abióticos de los distintos medios afectan a los organismos. Después, examinaremos las principales regiones de la Tierra, caracterizadas por su particular combinación de organismos y factores medioambientales.



El senecio (*Senecio articulatus*), una planta suculenta desértica.



# Factores abióticos en la Ecología

Una sección transversal de la Tierra nos mostraría que el planeta es como una roca esférica gigante, con un centro sólido rodeado por un núcleo líquido, un manto rocoso y grueso, y una fina corteza. Sólo existe vida en la capa más externa de la corteza, en los océanos que cubren tres cuartas partes de ella, en los sedimentos que hay bajo los océanos, y en los continentes, en el interior de la finísima capa de superficie de la corteza, que denominamos tierra y ligeramente por encima de ella. La **Ecología** es el estudio de este ambiente que sustenta la vida y los organismos. La palabra *ecología* deriva de dos palabras griegas: *oikos*, que significa «el hogar familiar», y *logos*, que significa «el estudio de». Por tanto, la Ecología es literalmente el estudio de los hogares de los organismos. También comprende la investigación de los componentes vivos y no vivos del medio ambiente y las interacciones entre ambos.

La Ecología es un vasto y complejo campo de la Biología, con un amplio enfoque y un gran alcance. Por ejemplo, un ecólogo interesado en los robles puede observar árboles individuales o poblaciones enteras y ha de tener en cuenta cómo interactúan los robles con las distintas partes del ecosistema. Otros vegetales pueden competir con los árboles por la luz, los nutrientes del suelo y el agua. Los animales pueden alimentarse de los árboles a la vez que aportan nutrientes al suelo que les ayudan a crecer. Los virus, las bacterias o los hongos pueden infectar los árboles, provocándoles enfermedades. La temperatura, la humedad, los cambios climáticos que afectan a la intensidad de la luz, además de otras perturbaciones como los incendios, pueden afectar al éxito del crecimiento y la reproducción de los árboles. El ser humano también puede adentrarse en la estampa y alterar el paisaje. En términos del método científico, la Ecología es una ciencia con muchas variables.

## Los factores abióticos son las variables físicas en el medio ambiente de un organismo

Por lo que sabemos hasta la fecha, la Tierra es el único planeta en nuestro Sistema Solar que reúne las condiciones físicas necesarias para la vida. Si la Tierra estuviera mucho más cerca o mucho más lejos del Sol, las temperaturas en la Tierra serían o demasiado elevadas o demasiado bajas para sustentar la mayoría de las especies que actualmente habitan nuestro planeta. Si la Tierra no tuviera una atmósfera que contuviera oxígeno, la mayoría de los organismos terrestres no podrían sobrevivir. Los compuestos físicos del medio ambiente, conocidos como *factores abióticos*, procuran a los organismos tanto desafíos como oportunidades.

### *La temperatura*

Algunos animales, particularmente las aves y los mamíferos, pueden mantener sus cuerpos a una temperatura más elevada o más baja que la del exterior gracias a su metabolismo o su comportamiento. No obstante, la temperatura de la mayoría de los organismos, incluidos los vegetales, es muy cercana a la del exterior, conocida como *temperatura ambiente*. Esto significa que hay un pequeño margen de temperaturas ambiente en el que pueden sobrevivir la mayoría de los organismos. Aunque algunos procariotas crecen bien en manantiales muy calientes de entre 60°C y 80°C, estos organismos representan la excepción más que la norma. Muy pocos vegetales pueden continuar con su metabolismo normal a temperaturas por debajo de los 0°C, el punto de congelación del agua, o por encima de los 45°C, la temperatura a la que la mayoría de las proteínas se desnaturalizan. Las plantas pueden controlar en parte su temperatura gracias a estructuras anatómicas, como los pelos foliares, y mediante ajustes mecánicos, como el cambio de ángulo de las hojas; pero su temperatura viene determinada en gran medida por la temperatura ambiente.

La atmósfera de la Tierra atrapa el calor. A mayor altura, la atmósfera es más fina y la temperatura desciende. Por encima de cierta altura, la temperatura media es demasiado baja para que crezcan los árboles. El límite máximo para el crecimiento de los árboles (tree line) se denominó *límite arbóreo*, y suele estar por encima del límite del bosque o *límite forestal* (timber line) (Figura 24.1). En Pirineos éste último se sitúa en torno a los 2.400 metros, aunque algunos pinos negros alcanzan los 2.830 metros. En otros lugares los límites puede ser superiores o inferiores. Como veremos más adelante, la elevación del límite forestal depende de varios factores, incluida la latitud.

### *El agua*

La mayoría de los organismos están constituidos en más de un 60% por agua, y las reacciones químicas que mantienen la vida tienen lugar en soluciones acuosas. Uno de los principales obstáculos que tuvieron que afrontar las formas de vida primitivas cuando migraron a tierra firme

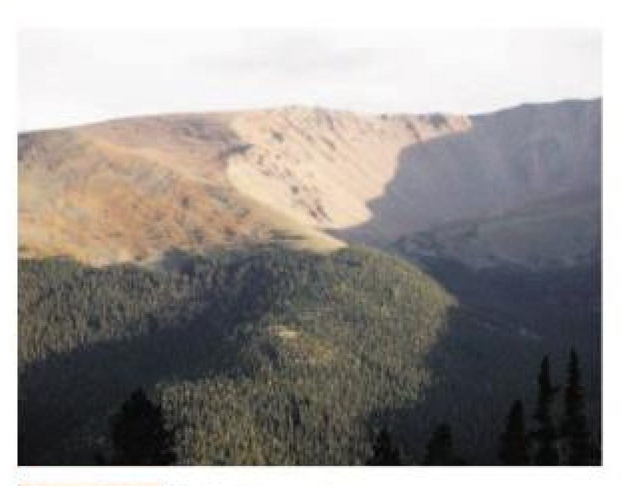


**Figura 24.1.** Límite forestal.

En las zonas altas por encima del límite forestal, como ésta del *Berthoud Pass*, en el Estado de Colorado, la temperatura media es demasiado baja para que los árboles crezcan.

fue el problema de la desecación. Los primeros vegetales terrestres necesitaban agua para que su espermatozoide flagelado pudiera fertilizar sus ovocélulas y sus embriones pudieran desarrollarse sin secarse. Los tubos polínicos permitieron a las plantas con semillas sobrevivir sin el agua como medio para el movimiento del espermatozoide flagelado, y las semillas permitieron a los embriones de estas plantas desarrollarse en tierra firme.

Las plantas presentan otras tantas modificaciones, tanto anatómicas como psicológicas, que les ayudan a evitar la desecación. Por ejemplo, en las plantas vasculares, el xilema transporta agua a través del vegetal, desde la raíz a la punta de las hojas.

## La radiación solar

La luz del Sol es necesaria para la fotosíntesis. En un bosque denso, menos de un 5% de la luz que puede emplearse en la fotosíntesis alcanza el suelo del bosque. En consecuencia, sólo los vegetales que toleran la sombra crecen en el suelo forestal. En agua limpia, cada metro de profundidad absorbe el 45% de luz roja y 2% de luz azul. Por lo tanto, la fotosíntesis en el agua queda restringida a la zona cercana a la superficie, y los pigmentos fotosintéticos que absorben la luz azul se vuelven relativamente más efectivos a medida que aumenta la profundidad. En tierra firme, los organismos deben protegerse de los efectos mutagénicos de la radiación ultravioleta y del excesivo calor producido por la radiación infrarroja. Estas dos formas de radiación solar se sitúan en los lados opuestos del espectro visible.

## El viento

El viento puede ser un serio problema para los animales y las plantas. Provoca desecación, al incrementar el nivel de evaporación, y acelera la pérdida de calor por parte de los organismos cuya temperatura es más elevada que la ambiental (el efecto de enfriamiento del viento). El viento también puede imponer límites estructurales en el tamaño y la forma de los organismos. La fuerza del viento sobre los organismos terrestres es muy parecida a la fuerza que ejercen las mareas y las corrientes sobre las criaturas que habitan en el océano o en grandes lagos.

## El suelo

El suelo contiene iones inorgánicos, que absorben las raíces de la planta y transportan xilema. Por ejemplo, los iones de amonio ($NH_4^+$) y nitrato ($NO_3^-$), portadores de nitrógeno, son utilizados en grandes cantidades por las plantas para la síntesis de aminoácidos, nucleótidos, pigmentos fotosintéticos y otras moléculas. La nutrición mineral se estudió en profundidad en el Capítulo 10. Algunos suelos no contienen la suficiente cantidad de los iones necesarios. Esto puede convertirse en un problema, especialmente en los suelos agrícolas que pierden los iones con las cosechas. A menudo, se aplican fertilizantes al suelo para reemplazar los iones perdidos. Una excesiva salinidad, acidez o alcalinidad son otros problemas básicos del suelo. Al menos, el 25% de los suelos agrícolas del mundo son demasiado salinos y otro 25% es demasiado ácido para el crecimiento de la mayoría de los vegetales. Con todo, algunas plantas están adaptadas para crecer en ese tipo de suelos «problemáticos». Por ejemplo, la salgada, también orgaza (*Atriplex*), excreta el exceso de sal a través de las glándulas que posee en la superficie de sus hojas (Figura 24.2).

## Las perturbaciones

Las perturbaciones son fuerzas o acontecimientos que provocan cambios en un medio. Muchas perturbaciones abióticas están relacionadas con la meteorología, como los tornados, huracanes e inundaciones, que pueden arrasar la vegetación. En algunos medios, el fuego es una perturbación habitual y recurrente. La vegetación se restablece rápidamente utilizando los nutrientes devueltos al suelo por el fuego. La actividad volcánica perturba algunos medios. Con frecuencia, las perturbaciones más rigurosas están causadas por la actividad humana, como la explotación forestal o minera, la agricultura y el desarrollo

EL FASCINANTE MUNDO DE LAS PLANTAS

## Malezas

El gordolobo (*Verbascum thapsus*) es uno de los vegetales descritos por Linneo. Originario de Europa, llegó a Estados Unidos en 1700, traído por colonos que lo utilizaban como hierba medicinal y como veneno para peces. Durante su primer año de crecimiento, el gordolobo desarrolla una roseta de hojas suaves y rizadas. Durante su segundo o tercer año de vida, produce un tallo que puede alcanzar una altura de 1,5 a 3 metros, y de él brotan muchas flores amarillas. Las flores pueden generar hasta 150.000 semillas por planta. El gordolobo se extiende con rapidez en lugares soleados y es más vigoroso que muchas plantas nativos de Norteamérica. Muchas personas consideran que el gordolobo es una maleza nociva.



Gordolobo (*Verbascum thapsus*).

Para la mayoría de nosotros, las malezas o malas hierbas son vegetales que crecen en lugares donde no queremos que crezcan. Los dientes de león en el césped de casa, los caramillos o barrillas pinchosas en un pastizal, o las digitarias en un jardín son claros ejemplos de malas hierbas. Muchas de ellas están bien adaptadas a las condiciones de un área y, por lo tanto, crecen bien sin necesidad de cuidados especiales. En contrapartida, los vegetales que plantamos para procurarnos alimento o flores a menudo no suelen adaptarse bien, y muchos necesitan de cuidados, como riego, fertilizantes y pesticidas, para sobrevivir. Las malezas suelen invadir zonas que han sufrido perturbaciones y se establecen rápidamente como las plantas dominantes, incluso habiendo estado ausentes durante largo tiempo antes de que dicha zona fuera perturbada. Por ejemplo, el pastoreo excesivo, la explotación minera en superficie o la agricultura de roza y quema hacen que la tierra se vea transformada de manera permanente con la aparición de malezas.

Las malezas pueden ser nativas de un área o, como el gordolobo en Norteamérica, pueden ser alóctonas o exóticas. Muchas plantas exóticas crecen bien porque no son atacados por los herbívoros o enfermedades locales. Los ecólogos calculan que 1 de cada 1.000 vegetales exóticos introducidos en un nuevo lugar suele acabar por convertirse en una mala hierba.

Por lo general, las malas hierbas crecen bien en una diversidad de ambientes. Suelen poseer una gran capacidad reproductora, rápido crecimiento y vida corta. Una interesante característica de las malas hierbas, que contribuye a su éxito, es que muchas de sus semillas no germinan el año siguiente al que han sido producidas. Un estudio realizado en Nebraska descubrió que las semillas de malezas podían sobrevivir en suelos que no han sufrido ningún tipo de perturbación hasta 40 años antes de germinar.

La ciencia de las malezas es el estudio de las malas hierbas, además de su control. Muchas de las investigaciones de la ciencia relativa a las malezas están relacionadas con el uso de herbicidas para matar las malas hierbas y con estrategias para controlar aquellas que se han vuelto resistentes a ellos. Los científicos dedicados a las malezas también están interesados en los rasgos que hacen que las malas hierbas tengan tanto éxito. Recientemente, algunos ingenieros genéticos han empezado a identificar genes que permiten a las malas hierbas ser invasivas y crecer rápidamente.

urbanístico. Las malezas se suelen establecer en tierras que han sido objeto de perturbaciones (*véase* el cuadro *El fascinante mundo de las plantas* en esta página).

### La inclinación del eje terrestre es la causante de las estaciones y afecta a la temperatura

En el Capítulo 15, expusimos que el eje de rotación de la Tierra está inclinado 23,5°, con respecto al plano de la órbita terrestre alrededor del Sol, y que esta inclinación es la que origina las estaciones. Desde el 21 de marzo al 23 de septiembre, el Hemisferio Norte está inclinado hacia el Sol y experimenta la primavera y el verano, mientras que el Hemisferio Sur está hacia el lado contrario del Sol y durante ese tiempo experimenta el otoño y el invierno. Durante esta mitad del año, los días son más largos que las noches en el Hemisferio Norte y más cortos que las noches en el Hemisferio Sur. La situación entre septiembre y marzo es la opuesta.

Debido a la inclinación del eje de la Tierra, los cambios estacionales relativos a la duración del día varían con la

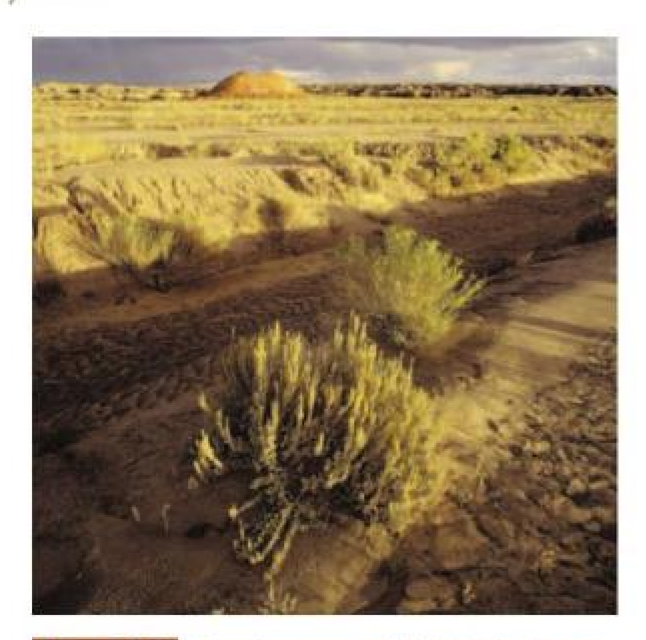


**Figura 24.2.** Salgada u orgaza *(Atriplex)*, planta que tolera la sal.

latitud. La región de los Trópicos, entre el trópico de Cáncer (23,5° norte) y el trópico de Capricornio (23,5° sur), experimentan la menor variación en la duración del día. A medida que nos alejamos del ecuador, la duración del día varía más entre el verano y el invierno. Las porciones de la Tierra que están al norte del Círculo Polar Ártico (66,5° sur) disfrutan de luz solar 24 horas al día durante los días más largos del verano y carecen de luz solar durante los días más cortos del invierno. La duración continua de luz solar u oscuridad se mantiene desde un día en el Círculo Polar Ártico y en el Círculo Polar Antártico, hasta seis meses en cada polo. Los organismos que viven en estas regiones presentan adaptaciones anatómicas y psicológicas que les permiten tolerar tamañas variaciones en la duración del día a lo largo del año.

Los Trópicos es la región que recibe más luz solar a lo largo del año, luego presenta la temperatura media anual más alta. A medida que nos desplazamos más al norte o más al sur de los Trópicos, la temperatura media desciende, pues la radiación del Sol incide en la Tierra con un ángulo más oblicuo y se expande en mayor superficie (Figura 24.3).

**Temperatura mínima media anual**

| °C | °F |
|---|---|
| Por debajo de – 46° | Por debajo de – 50° |
| De – 46° a – 43° | De – 50° a – 45° |
| De – 43° a – 40° | De – 45° a – 40° |
| De – 40° a – 37° | De – 40° a – 35° |
| De – 37° a – 34° | De – 35° a – 30° |
| De – 34° a – 32° | De – 30° a – 25° |
| De – 32° a – 29° | De – 25° a – 20° |
| De – 29° a – 26° | De – 20° a – 15° |
| De – 26° a – 23° | De – 15° a – 10° |
| De – 23° a – 21° | De – 10° a – 5° |
| De – 21° a – 18° | De – 5° a 0° |
| De –18° a – 15° | De 0° a 5° |
| De –15° a – 12° | De 5° a 10° |
| De –12° a – 9° | De 10° a 15° |
| De –9° a – 7° | De 15° a 20° |
| De –7° a – 4° | De 20° a 25° |
| De –4° a – 1° | De 25° a 30° |
| De –1° a 2° | De 30° a 35° |
| De 2° a 4° | De 35° a 40° |
| Por encima de 4° | Por encima de 40° |

**Figura 24.3.** Relación entre la latitud y la temperatura media.

Este mapa del Departamento de Agricultura de Estados Unidos muestra que, en Norteamérica, las temperaturas medias mínimas del invierno suelen disminuir de sur a norte.

Esta relación existente entre la latitud y la temperatura media se refleja en la distribución de los vegetales, tanto silvestres como de cultivo. Por ejemplo, los cítricos crecen bien sólo en las regiones más meridionales europeas, como España, Italia o Grecia, así como en Israel o Marruecos. En zonas más alejadas de los Trópicos, las bajas temperaturas están relacionadas con períodos vegetativos más cortos y una fotosíntesis anual total menor. Esto podría ayudar a explicar por qué el número de especies generalmente disminuye, a medida que la distancia desde el ecuador aumenta (Figura 24.4).

Paradójicamente, aunque el número de especies suele disminuir según aumenta la latitud, el número de descendencia de plantas y animales individuales parece aumentar a latitudes más elevadas. Este efecto se percibió primero en las aves, pero también sucede con muchos vegetales, como las tifáceas de Norteamérica. La enea (también boga o espadaña) común (*Typha latifolia*) se localiza desde el Círculo Polar Ártico hasta el ecuador. La enea de hoja estrecha (*T. angustifolia*) sólo crece en el norte. La enea del sur (*T. domingensis*) sólo se encuentra en el sur. La enea de hoja estrecha y las poblaciones septentrionales de enea común producen más rizomas que la enea del sur y que las poblaciones del sur de enea común. Se han propuesto varias explicaciones para esta variación en el número de descendientes conforme a la latitud. Para estas tifáceas, una explicación es que los inviernos más fríos y duros del norte matan más rizomas, de manera que los vegetales que producen muchos rizomas tienen más probabilidades de sobrevivir.

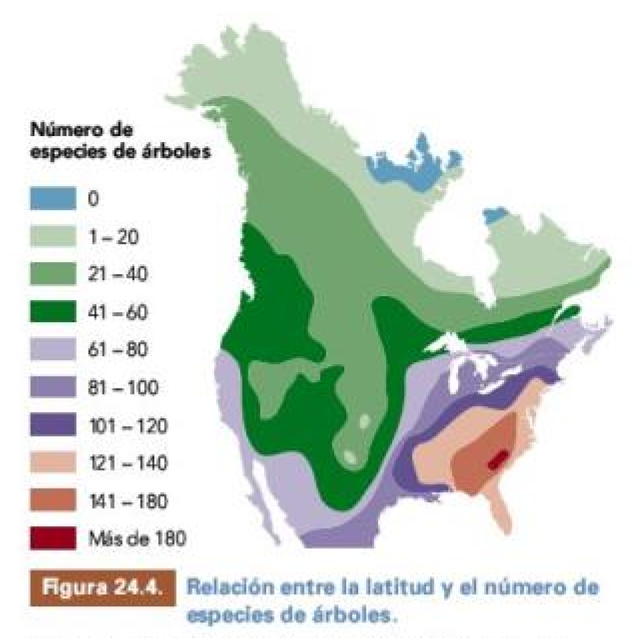



**Figura 24.4.** Relación entre la latitud y el número de especies de árboles.

De manera general, existen más especies de árboles a menor latitud. Esta relación también puede aplicarse a otros tipos de organismos y a otros continentes.

Como la temperatura media anual desciende con la latitud, el límite forestal suele aparecer a alturas más bajas, según nos desplazamos desde el ecuador hacia cualquiera de ambos polos. Por ejemplo, en Sierra Madre, en el centro de México, el límite forestal aparece a 4.700 metros, (19° latitud norte); en Sierra Nevada, en el Estado de California, a unos 3.000 metros (38° latitud norte); y en las *Coast Mountains* del sur de Alaska a unos 1.200 metros (60° latitud norte). En el Ártico no hay árboles, así que el límite forestal es efectivamente el nivel del mar.

## El aire circula en la atmósfera conforme a seis células globales

El calentamiento de la atmósfera terrestre por el Sol hace que el aire circule por seis grandes cinturones o células convectivas, paralelas al ecuador. Hay tres células en el Hemisferio Norte y otras tres en el Hemisferio Sur (Figura 24.5). Entre el Norte y el Sur, la posición de las células varía un poco dependiendo de la estación. Cabe recalcar que en cada célula hay flujo de aire tanto de altitud alta como de altitud baja.

Para explicar cómo se originan estas células, comencemos a estudiar las dos más cercanas al ecuador. Cerca del ecuador, la intensa radiación solar calienta el aire, provocando que éste se eleve. El aire que se eleva deja una región de bajas presiones en la superficie con vientos suaves. Los marineros llaman a esta región *zona de calmas ecuatoriales*. Cuando el aire cercano al ecuador se eleva, se enfría, y el vapor de agua del aire se condensa y cae en forma de lluvia, lo que fomenta el crecimiento de las frondosas selvas ecuatoriales. A una altura de unos 16 kilómetros, la masa de aire que se había elevado se separa y se desplaza hacia cada polo, enfriándose y volviéndose más densa a medida que se aleja del ecuador. A unos 30° latitud norte y latitud sur, el aire de altitud elevada es lo suficientemente denso como para empezar a caer. Mientras cae, se calienta y crea dos regiones de alta presión en la superficie, denominadas *cinturones subtropicales de altas presiones*. En estas regiones no se producen muchas precipitaciones, ya que el aire que cae no está saturado de humedad. Como consecuencia, muchos de los grandes desiertos de la Tierra están localizados cerca de los 30° latitud norte y 30° latitud sur. En la superficie, parte de este aire que cae se dirige de nuevo a la zona de baja presión cerca

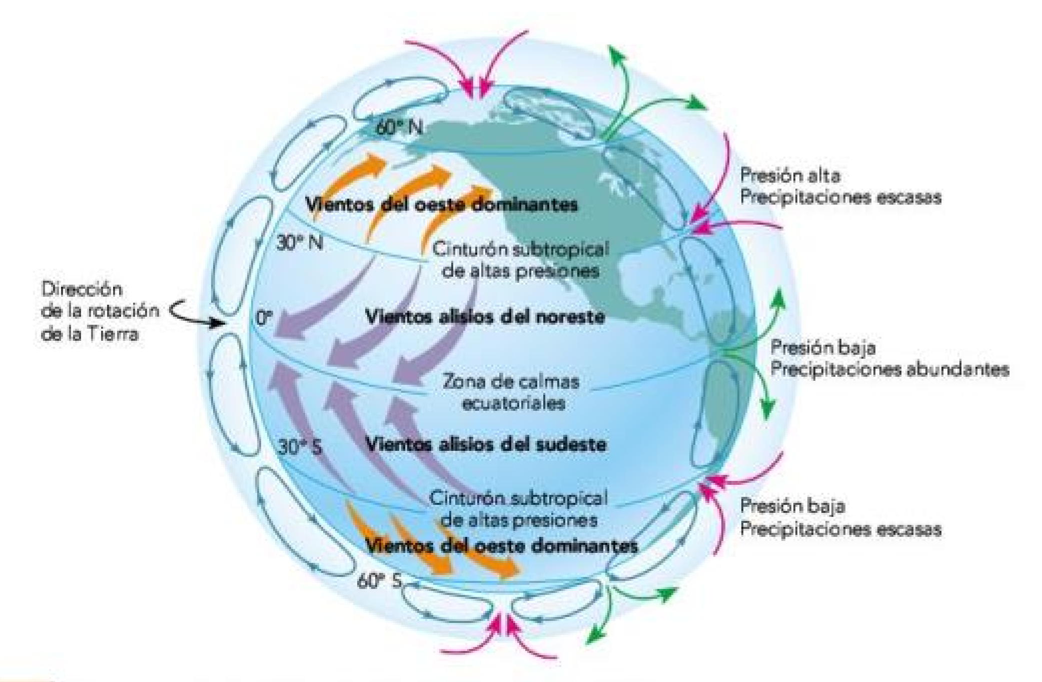



**Figura 24.5.** **Patrones globales de circulación del aire y de precipitaciones.**
Seis células de circulación de aire rodean la Tierra. Cerca del ecuador y a unos 60° latitud norte y 60° latitud sur, el aire se eleva, lo que origina regiones de baja presión con precipitaciones abundantes. En los polos y a unos 30° latitud norte y 30° latitud sur, el aire cae, lo que origina regiones de alta presión con precipitaciones escasas. Como resultado de la rotación de la Tierra, los vientos de la superficie que soplan hacia el ecuador se desvían hacia el oeste, y los vientos de la superficie que soplan hacia los polos se desvían hacia el este.

del ecuador, lo que completa la circulación de aire en estas dos células. Este movimiento de aire de la superficie hacia el ecuador se conoce como *vientos alisios.* Las disrupciones periódicas de los vientos alisios son las responsables de los fenómenos climáticos conocidos como El Niño y La Niña (*véase* el cuadro *Biología de la conservación* en la página siguiente).

Parte del aire que cae en los cinturones subtropicales de altas presiones se mueve hacia los polos en lugar de hacia el ecuador. A 60° latitud norte y a 60° latitud sur, este aire que se dirige a los polos se topa con aire frío que procede de dichos polos. En este punto, ambas masas de aire convergen y se elevan, creando otra zona de baja presión. El aire que sube se enfría y libera agua en forma de precipitaciones, lo que crea una serie de condiciones favorables para los bosques cálidos, como aquellos que hace tiempo se extendían por el norte de Norteamérica y por Europa. A altitudes elevadas, el aire que se eleva se separa. Una parte se dirige al ecuador, completando las dos células situadas entre los 30° y 60°. El resto del aire que se eleva se dirige a los polos, completando las dos células que están entre los 60° y los polos. Al igual que las regiones situadas a 30° latitud norte y a 30° latitud sur, los polos son zonas de alta presión en la superficie y de escasas precipitaciones.

## La rotación y topografía de la Tierra afectan a los patrones globales del viento y las precipitaciones

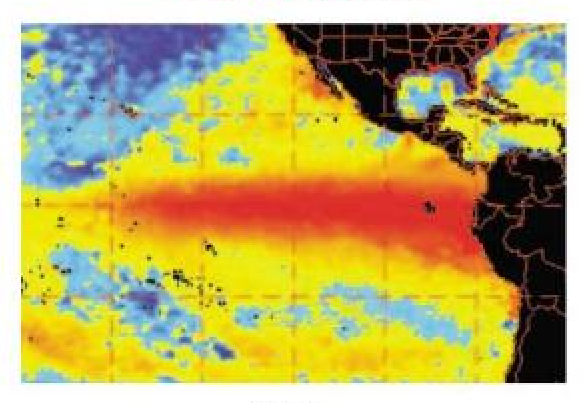
Aunque la energía del Sol es la responsable de que se originen vientos, la rotación de la Tierra en su eje influye en la dirección de éstos. La Tierra rota del oeste al este. Es decir, si tuviéramos que mirar hacia abajo desde el espacio, directamente hacia el Polo Norte, parecería que la Tierra está girando en sentido inverso a las agujas del reloj. Los distintos puntos de la superficie terrestre giran a velocidades diferentes, según su latitud. La velocidad de rotación es de 465 metros por segundo en el ecuador, 403 metros por segundo a latitud 30°, 233 metros por segundo a latitud 60°, y 0 metros por segundo en los polos. Dado que el ecuador gira más rápido que los polos, los vientos que soplan hacia el ecuador se desvían hacia el oeste (Figura 24.5). En consecuencia, los vientos alisios soplan del noreste al suroeste

## BIOLOGÍA DE LA CONSERVACIÓN

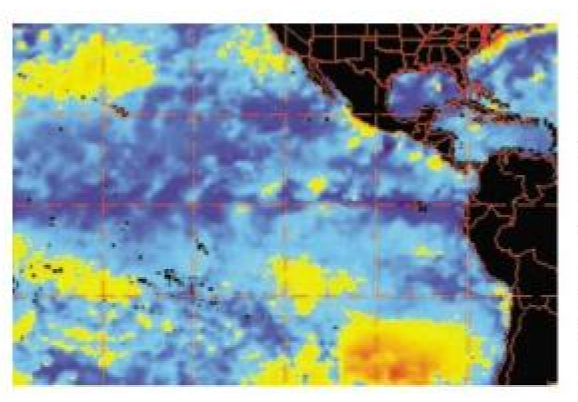
### El Niño y La Niña

Aproximadamente una vez cada 5 años, durante la época de Navidad, una corriente marina inusitadamente caliente llega a las costas de Ecuador y Perú. Por la fecha en la que tiene lugar este fenómeno, esta corriente ha dado en llamarse El Niño, en referencia al niño Jesús. El Niño forma parte de una serie de fenómenos oceánicos y atmosféricos conocidos como la oscilación sur del El Niño, que comienza con un cambio en los vientos alisios.

Normalmente, los vientos alisios del Pacífico Sur soplan de este a oeste, empujando el agua caliente de la superficie hacia el Pacífico Oeste, donde el agua suele estar medio metro más alta que en el Pacífico Este. El agua caliente hace que la presión atmosférica en el Pacífico Oeste descienda, haciendo que el aire suba y desencadenando fuertes precipitaciones en el Sudeste Asiático y en el norte de Australia. En el Pacífico Este, el agua caliente de la superficie que se dirige hacia el oeste es reemplazada por agua fría rica en nutrientes, que se eleva desde las profundidades del océano. Las altas presiones atmosféricas y las escasas precipitaciones son típicas de esta área.



El Niño.



La Niña.

No obstante, durante un fenómeno de El Niño, los vientos alisios se atenúan o incluso pueden cambiar de dirección. El agua caliente regresa al Pacífico Este y en el Pacífico Oeste brota el agua fría. Esto hace que las condiciones climáticas típicas del Pacífico Este y Oeste se inviertan. En el Pacífico Este se forma una zona de baja presión, lo que trae fuertes lluvias a Sudamérica, mientras que en el Sudeste Asiático y en Australia comienzan a darse altas presiones y sequías. En el resto del mundo pueden sentirse otros efectos climáticos. Por ejemplo, el sur de Alaska, el oeste de Canadá y el extremo norte contiguo de Estados Unidos experimentan un invierno extrañamente caluroso, mientras que en la Costa del Golfo estadounidense y en el sudeste de Estados Unidos, el tiempo es más frío y húmedo de lo normal.

Cuando un fenómeno El Niño termina, los vientos alisios vuelven con fuerza, produciendo una zona de agua fría más grande de lo normal en el Pacífico Este. En dicha región vuelve a predominar una presión atmosférica alta, que provoca un descenso en las precipitaciones en Sudamérica. El efecto rebote de El Niño en el clima se llama La Niña.

Una o dos veces cada siglo aparece un fenómeno de El Niño excepcionalmente fuerte. El último, entre los años 1982 y 1983, ocasionó daños por valor de más de 6.500 millones de euros en todo el mundo. Parte de estos daños fueron causados por inundaciones, incendios y tormentas con fuertes vientos que destruyeron edificios y carreteras, mataron ganado y devastaron cultivos.

Cuando El Niño es muy fuerte afecta también a poblaciones de organismos silvestres. En el Pacífico Este, al calentarse el agua, muchos peces se alejan de la zona en busca de aguas más frías. Los animales locales que dependen de los peces para alimentarse, como las focas, deben nadar mucho más lejos y sumergirse más profundamente para alimentarse. Durante El Niño de 1982 y 1983, la escasez de peces en el Pacífico Este hizo que muriera el 50% de la población de focas. En Utah, el Gran Lago Salado perdió la mitad de su salinidad por culpa de las lluvias. El lago fue entonces invadido por un insecto predador (*Trichocorixa verticalis*), que se comió alrededor del 90% de la población de gambas de agua salada. Como las gambas se alimentan de algas, el declive en la población de estas gambas hizo que aumentara la cantidad de algas en el lago, provocando que éste se enturbiara.

Las decisiones relativas a la agricultura y la horticultura se suelen tomar basándose en datos climáticos anuales medios o en los más favorables. Los biólogos consagrados a la conservación, que se encargan de asesorar en la toma de decisiones acerca del uso de la tierra y de los proyectos de restauración, deben tener en cuenta los efectos climáticos de El Niño y de La Niña cuando hacen sus recomendaciones.

en el Hemisferio Norte, y del sudeste al noroeste en el Hemisferio Sur. Por el contrario, los vientos que soplan hacia los polos, como, por ejemplo, los vientos de la superficie que están en las células de latitud 30°-60°, se desvían hacia el este. Como a los vientos se les otorga un nombre de acuerdo con la dirección que siguen, estos vientos suelen llamarse *vientos del oeste dominantes*.

Las características topográficas de la Tierra, en particular las cordilleras montañosas, alteran los esquemas básicos de la circulación de aire y las precipitaciones. En el Capítulo 15, aprendimos que la ladera oriental de las cadenas montañosas al oeste de Norteamérica suelen tener una sombra pluviométrica, debido a las masas de aire que cruzan el continente de oeste a este. Los vientos del oeste dominantes pierden humedad en forma de precipitaciones en las laderas occidentales. Por ejemplo, Eugene, en Oregón, está localizado al oeste de la *Cascade Range* (cordillera Cascade) y recibe 1.118 milímetros de precipitaciones cada año, mientras que Bend, también en Oregón, que se encuentra al este de la misma cordillera y a la misma latitud, recibe sólo 305 milímetros. Bend se localiza en una gran sombra pluviométrica que cubre la zona oriental de Washington y Oregón, e incluso gran parte de Nevada, Utah y Arizona.

Los vientos del oeste dominantes absorben más cantidad de humedad en su camino hacia el este de la *Cascade Range* y de Sierra Nevada. Cuando sobrevuelan las Montañas Rocosas, vuelven a enfriarse y producen precipitaciones en las laderas occidentales. No obstante, la cantidad de precipitaciones es menor que la que cae en las laderas occidentales de la Cascade Range y de Sierra Nevada, ya que el aire no contiene tanta humedad. Como ejemplo, Driggs, en Idaho, que está en la ladera occidental de las Rocosas y casi a la misma latitud que Eugene y Bend, recibe 394 milímetros de lluvia cada año. Worland, en Wyoming, al este de las Rocosas y localizado en otra sombra pluviométrica, recibe sólo 184 milímetros de agua.

## Repaso de la sección

1. **Enumera los factores abióticos que limitan físicamente a los organismos vivos.**
2. **¿Por qué la mayor parte de la fotosíntesis que ocurre en el agua se realiza cerca de la superficie?**
3. **¿Qué zonas de la Tierra reciben la luz más directa a lo largo del año?**
4. **¿Por qué la mayoría de los desiertos de la Tierra están localizados cerca de los 30° latitud norte y los 30° latitud sur?**
5. **Describe el efecto de la rotación de la Tierra en los vientos que soplan hacia el ecuador y en los vientos que soplan hacia los polos.**

# Ecosistemas

En la primera parte de este capítulo, definimos la Ecología como el estudio de las interacciones que los organismos (factores bióticos) experimentan entre sí y con los componentes no vivos (abióticos) de su medio. Un **ecosistema** está formado por todos los organismos y todos los factores abióticos en un ambiente determinado. Los componentes bióticos y abióticos de un ecosistema presentan características distintivas. Por ejemplo, en muchos ecosistemas desérticos, el agua es escasa y las temperaturas son altas. Los vegetales y los animales desérticos presentan adaptaciones estructurales que minimizan la pérdida de agua.

Los ecosistemas pueden ser pequeños o grandes. Un tronco podrido puede considerarse un ecosistema, al igual que el bosque que lo contiene. Con todo, la mayoría de los ecólogos reservan el término *ecosistema* para unidades mayores. El ecosistema más grande es la Biosfera, la suma de todos los ecosistemas de la Tierra.

## La Biosfera puede dividirse en reinos biogeográficos y biomas

Las amplias áreas geográficas caracterizadas por conjuntos de organismos distintivos se conocen como **reinos biogeográficos**. Como muestra la Figura 24.6, los reinos biogeográficos de la Tierra corresponden aproximadamente a los continentes. Como los continentes han estado separados durante millones de años, una flora y una fauna únicas han ido evolucionando en los distintos continentes, incluso en ecosistemas con factores abióticos similares. Por ejemplo, los desiertos de dos continentes distintos presentarán diferentes especies de animales y plantas, incluso si la temperatura media y las precipitaciones anuales en ambos desiertos son las mismas.

Los principales tipos de ecosistemas terrestres y acuáticos que cubren grandes áreas se denominan **biomas**. A diferencia de los reinos biográficos, que en su mayoría están confinados a un único continente, los biomas terrestres se extienden por varios continentes de la Tierra, y algunos pueden encontrarse en todos ellos (Figura 24.7). Los biomas terrestres se definen en gran medida atendiendo a sus tipos de vegetación. Por ejemplo, las sabanas




**Figura 24.6. Reinos biogeográficos.**

La parte terrestre de la Biosfera está constituida por seis amplias áreas, cada una de ellas distinguible por la variedad de organismos característicos que habitan en ellas.

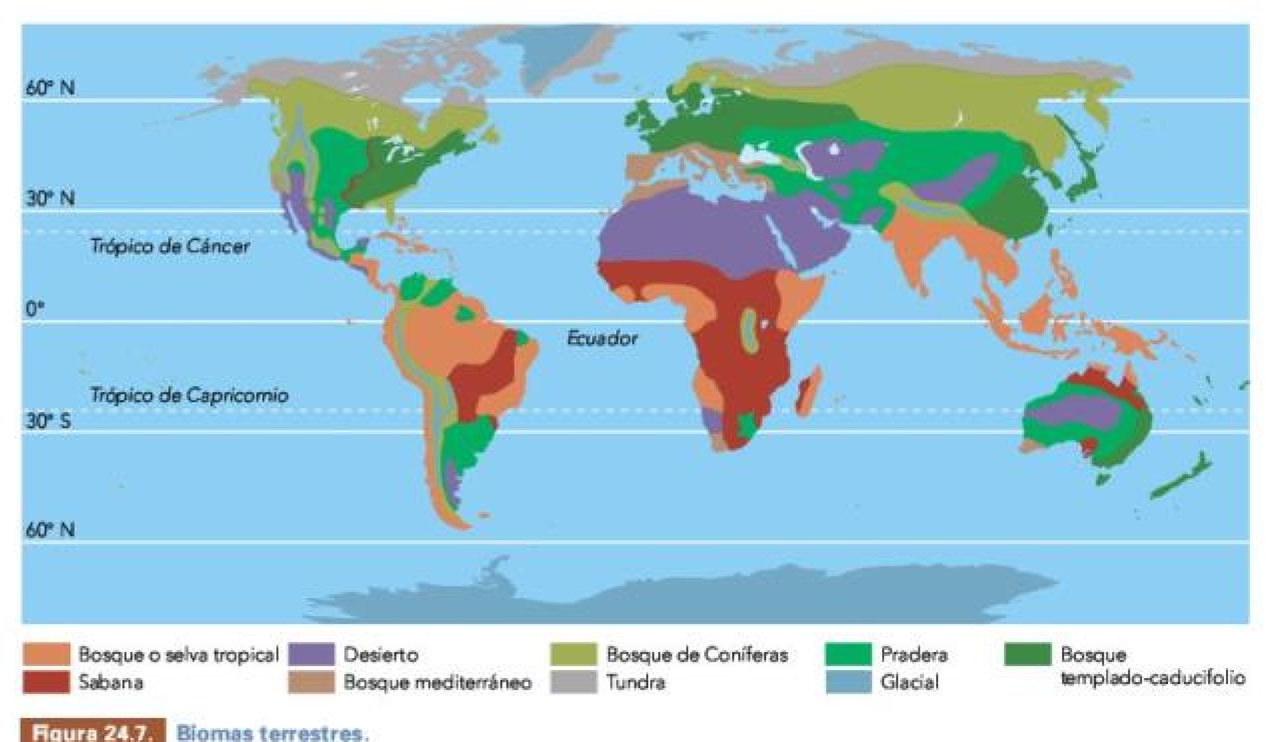



**Figura 24.7. Biomas terrestres.**

Las fronteras actuales entre biomas no suelen estar tan diferenciadas como se aprecia en este mapa. En muchos biomas, la presencia humana ha alterado la vegetación inicial característica del bioma.

son extensas praderas salpicadas ocasionalmente por árboles altos, mientras que los bosques o selvas tropicales presentan muchas especies de plantas que crecen en distintos estratos horizontales. (En la siguiente sección estudiaremos estos y otros biomas terrestres con mayor detenimiento.) Cada bioma terrestre presenta un esquema característico de factores abióticos, incluidas la temperatura y las precipitaciones, que pueden representarse en un diagrama denominado *climatografía* (Figura 24.8). Estos factores, unidos a la historia evolutiva de regiones específicas, determinan los tipos de plantas y de otros organismos que pueden vivir en el bioma.

Es útil poseer un conocimiento de los biomas a modo de clasificación general de los ecosistemas, del mismo modo que una clasificación taxonómica provee una base para el estudio de distintos grupos de organismos. En el

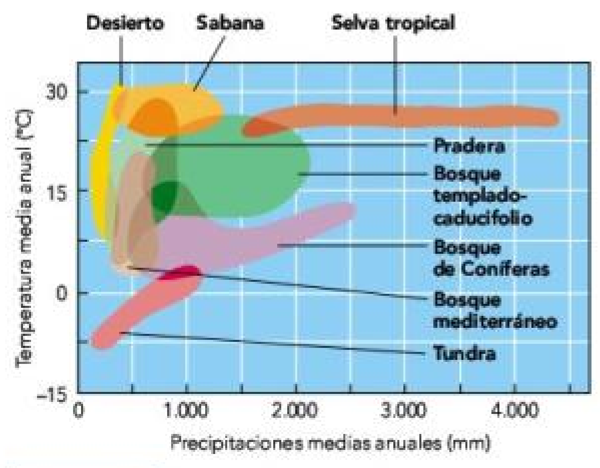



**Figura 24.8.** **Climatografía para biomas terrestres.**
La temperatura y las precipitaciones medias de un bioma son dos factores que lo distinguen de otros biomas.



**Figura 24.9.** **Bosque o selva tropical.**
Poca luz es capaz de penetrar por la densa cubierta forestal de esta selva tropical de Borneo.

Capítulo 25, estudiaremos algunas de las interacciones que los organismos experimentan entre sí y con los factores abióticos de su medio ambiente. En todos los biomas tienen lugar interacciones similares de diferente manera. Por esta razón, actualmente muchos ecólogos ponen menos énfasis en describir los biomas que en explicar los procesos comunes a todos ellos.

## Los biomas terrestres se caracterizan por las precipitaciones, la temperatura y la vegetación

Los ecólogos han ideado distintos sistemas para clasificar los biomas terrestres. El que vamos a utilizar en este libro contiene más bien pocos biomas. Otros sistemas dividen algunos de los biomas descritos a continuación en dos o más, de acuerdo con su situación geográfica o los tipos específicos de plantas que contienen.

### *Bosques o selvas tropicales*

Hay varios tipos de bosques tropicales: los bosques tropicales secos, que se encuentran en zonas con bajas precipitaciones anuales; los bosques estacionales o semicaducifolios, que sufren una sequía anual de varios meses; y las selvas tropicales, que suelen tener unas lluvias anuales de entre 2.000 y 4.000 milímetros (Figura 24.9). Todos los bosques o selvas tropicales están dentro de la latitud 30° del ecuador. Los tres más extensos se encuentran en la cuenca del río Amazonas, que baña Sudamérica; en el sur de Asia, desde la India a Nueva Guinea; y en África Central y Occidental. Como la mayoría de los biomas, los bosques tropicales son muy diversos y pueden observarse multitud de variantes.

Habitualmente, la vegetación en los bosques tropicales está dividida en varios estratos verticales. El estrato más alto, denominado *emergente*, está compuesto por algunos árboles de altura, que en algunos casos alcanzan alturas de entre 40 y 60 metros. Bajo los árboles emergentes se encuentra el siguiente estrato, la *cubierta forestal o dosel principal*. Este estrato, muy denso, está compuesto por las ramas y las hojas de los árboles más bajos. Los arbustos y los árboles más pequeños forman el *sotobosque*, que está sombreado por la cubierta forestal. Las plántulas ocupan el estrato más bajo, el *suelo forestal*.

La característica más interesante de los bosques o selvas tropicales es la diversidad biológica que contienen. En ellas puede encontrarse la mitad de todas las especies vegetales y animales. Un área de tan sólo 10 kilómetros cuadrados puede comprender 1.500 especies de flores y 750 especies de árboles. Como ya hemos mencionado más de una vez en este libro, la mayoría de los bosques o selvas tropicales que no están protegidos probablemente desaparezcan en la primera mitad de este siglo por culpa del hombre.

### *Sabanas*

Las sabanas se pueden encontrar por todo el mundo, aunque las más conocidas son las que se encuentran en África (Figura 24.10). Las características que comparten las



**Figura 24.10.** Sabana.
En esta sabana de Kenia, las plantas predominantes son las gramíneas y algunos árboles dispersos.

sabanas son un terreno llano, pluviometría anual de entre 500 y 2.000 milímetros, y la hierba como el tipo de planta dominante. También puede crecer algún que otro arbusto o árbol de gran tamaño en las sabanas, sobre todo en las regiones con aguas subterráneas. Los incendios estacionales devuelven nutrientes al suelo, un proceso de especial importancia en las sabanas, ya que por lo general el nivel de nutrientes del suelo es bastante bajo.

## Praderas

Al igual que las sabanas, las praderas se suelen encontrar en regiones con terrenos llanos, y su principal familia vegetal son las gramíneas (Figura 24.11). La principal diferencia entre praderas y sabanas es la cantidad de precipitaciones que reciben. Las praderas reciben una media de entre 250 y 800 milímetros al año. La cantidad de precipitaciones es el factor clave, pues determina la masa de materia vegetal que puede producir una pradera. Como ya vimos en el Capítulo 15, el meristema de las gramíneas puede estar localizado en la superficie del suelo o por debajo de ella. De este modo, las células divisibles que producen las hojas de las gramíneas están protegidas en cierto modo de los animales herbívoros.

Las praderas de todo el mundo varían en la cantidad de precipitaciones que reciben, así como en las especies vegetales dominantes de cada región, por lo que cada pradera recibe un nombre regional: las praderas de gramíneas altas (*tallgrass prairies*) y las planicies de gramíneas cortas (*shortgrass plains*) en Norteamérica, las pampas en Sudamérica, las estepas en Europa y Asia, y los *veldts* en África. Hace mucho tiempo, las diversas praderas cubrían el 42% de la superficie de la Tierra. Hoy en día, sólo cubren el 12%, ya que grandes regiones que originariamente eran praderas han sido convertidas en tierras de cultivo.

## Desiertos

Los desiertos reciben entre 0 y 250 milímetros de lluvia al año (Figura 24.12). Ocupan cerca de un cuarto de la superficie terrestre y, como ya leímos anteriormente, se encuentran fundamentalmente cerca de los 30° latitud norte y latitud sur. Los desiertos pueden ser tanto cálidos como fríos, y la mayoría de ellos sufren variaciones extre-



**Figura 24.11.** Pradera.
Esta pradera de gramíneas altas de la Reserva de Caza Maxwell, en Kansas, es un vestigio de las praderas que hace tiempo cubrían vastas regiones del interior de Norteamérica.



**Figura 24.12.** Desierto.
El Parque Nacional de Saguaro, en Arizona, llamado así en honor al cactus saguaro que abunda en todo el parque, forma parte del Desierto de Sonora.

mas de temperatura, incluso en un mismo día. Dado que el nivel de evaporación de agua aumenta con la temperatura, los desiertos cálidos suelen ser ecosistemas más extremos para los vegetales y los animales.

Norteamérica presenta cuatro regiones desérticas: Chihuahua, Sonora, Mojave y el Desierto de Great Basin. En el norte de África, extendiéndose hasta la Península Arábica, se localiza el Desierto del Sahara, el más extenso de la Tierra. Las plantas florecen rápidamente después de las lluvias. Como éstas son tan inciertas, algunos años las plantas no llegan a florecer.

## *Bosque mediterráneo*

El bioma mediterráneo comprende bosques y variados matorrales, que suelen recibir unas lluvias comparables a las de las praderas (Figura 24.13). Se encuentran en California, Chile, Australia, Suráfrica y la propia Cuenca Mediterránea, en latitudes norte o sur entre los 32° y los 40°. El clima se caracteriza por veranos calurosos y secos, e inviernos fríos y húmedos. Dentro del monte viven plantas denominadas *escleróflas* (del griego *scleros*, que significa «duro», y *phyll*, que significa «hoja»), que poseen hojas pequeñas con una cutícula gruesa y cérea.

## *Bosques templados-caducifolios*

Los bosques caducifolios que se encuentran en las regiones templadas de la Tierra, entre el Trópico de Cáncer y el Círculo Polar Ártico, y entre el Trópico de Capricornio y el Círculo Polar Antártico, suelen experimentar cuatro estaciones distinguibles (Figura 24.14). Estos bosques, que en su mayoría dominan las Dicotiledóneas, suelen hallarse en Norteamérica, Europa y Asia. Los de Europa han desaparecido casi todos. En Estados Unidos, el bosque templado-caducifolio más grande que aún sobrevive está en las Montañas Apalaches, donde pueden encontrarse más especies de plantas herbáceas o leñosas que en ningún otro sitio, exceptuando los bosques o selvas tropicales. Algunos árboles típicos de los bosques templados-caducifolios son el roble (*Quercus*), el arce (*Acer*), el tilo (*Tilia*), y el nogal americano (*Carya*).

Los bosques templados-caducifolios también pueden encontrarse cerca de ríos y lagos, dentro de otros biomas, como los desiertos. Los bosques **de ribera** (o de galería) del desierto desempeñan un papel primordial en el mantenimiento de distintas especies animales y vegetales. Por ejemplo, Río Grande, que funciona como frontera entre EE.UU. y México, atraviesa el desierto de Chihuahua. Los bosques a lo largo de este río sirven de refugio tanto para las aves que residen en esta zona como para las migratorias. Hay más de 450 especies de aves en esta región, más que en ningún otro lugar de Estados Unidos.

## *Bosques de Coníferas*

Existen varios tipos de bosques de Coníferas en el mundo. Las Coníferas, como la tsuga del Pacífico (*Tsuga heterophy-*



**Figura 24.13.** **Monte mediterráneo.**
La vegetación predominante en el chaparral son arbustos con hojas pequeñas, como los que se encuentran en *Los Padres National Forest*, en California.



**Figura 24.14.** **Bosques templados-caducifolios.**
La vegetación en estos bosques soporta cuatro estaciones diferenciadas, y la mayor parte de esta vegetación, como estos árboles del Parque Nacional Great Smoky Mountain, en Carolina del Norte, comienza a cambiar de color en otoño.

*lla*), el abeto plateado (*Abies amabilis*), el pino de Oregón (*Pseudotsuga menziesii*) y la secuoya costera (*Sequoia sempervirens*), dominan los bosques lluviosos templados del Pacífico Noroeste (Figura 24.15). Los ejemplos bien conservados de bosques templados lluviosos forman ecosistemas enormemente complejos, que han evolucionado durante cientos de años. Como la caída anual de unos 2.500 milímetros de lluvia o más favorece el crecimiento de árboles extremadamente grandes, dichos bosques han sido talados en su mayoría, por lo que actualmente existen muy pocos, de no ser en parques o reservas nacionales. El terreno del cual se han retirado los árboles puede volver a plantarse para que crezca un nuevo grupo de árboles, pero salvo que las hojas y la corteza de los árboles viejos se devuelva al suelo para su descomposición y la consiguiente liberación de nutrientes, el segundo grupo de árboles crecerá mucho más despacio que el primero. Además, cuando los incendios forestales queman la madera restante tras una tala, replantar no suele tener éxito porque la microflora y la microfauna del suelo han sido destruidas. La mayoría de las compañías dedicadas a la explotación maderera no están dispuestas a esperar los 200 años, o más, necesarios para regenerar un bosque que se parezca en algo al original.

El bosque de Coníferas septentrional, conocido también como bosque boreal o **taiga**, es el bioma uniforme más grande de la Tierra y ocupa alrededor del 11% de la superficie de la Tierra. En Norteamérica, la taiga cubre gran parte de Alaska y Canadá, así como partes de Nueva Inglaterra. Las plantas dominantes en la taiga son arbustos con flores, hierbas y algunas especies de Coníferas. En la taiga, los árboles son de poca altura debido a los escasos nutrientes del suelo y al permafrost subterráneo (también gelisol), una capa de suelo helado que nunca se derrite. Los veranos en la taiga son cortos, frescos y húmedos, y los inviernos son largos, muy fríos, secos y ventosos. Los incendios son acontecimientos periódicos importantes, tras los cuales la vegetación necesita décadas o incluso siglos para volver a crecer. En años recientes, el ser humano ha explotado la taiga en exceso, tanto por sus árboles como por sus minerales. Debido a las duras condiciones persistentes, la taiga se recupera muy despacio de la tala de árboles y demás actividades humanas. Con mayor frecuencia la taiga simplemente es reemplazada por la tundra (*véase* más adelante).



**Figura 24.15.** **Bosques de Coníferas.**
Las Coníferas altas, como la tsuga del Pacífico y el pino de Oregón, se encuentran en los bosques tropicales húmedos (pluviselvas) del Pacífico Noroeste.

Los bosques de Coníferas montañosos se hallan a altitudes elevadas, donde los inviernos fríos, a menudo con nieve, son mucho mejor tolerados por las Coníferas que por los árboles con flores. A primera vista estos bosques parecen uniformes, pero en realidad están divididos en diferentes zonas, según la elevación, las precipitaciones y los árboles dominantes. Por ejemplo, en la zona más baja de la cordillera Cascade de Washington, habitan abetos, pinos, tuyas gigantes y otros árboles con flores, como arces y alisos. En altitudes más elevadas son comunes el abeto noble o blanco (*Abies procera*) y el abeto gigante (*Abies grandis*). Los árboles que crecen justo en el límite forestal son pequeños y se han torcido con el viento, por lo que se les conoce como *krummholz* o «madera torcida». Estas zonas se encuentran a menor altura en las laderas occidentales, más frías y húmedas, que en las laderas orientales, más calurosas y secas.

En el sudeste de Estados Unidos son muy comunes los bosques de Coníferas compuestos por el pino americano o pino incienso (*Pinus taeda*), el pino de hoja larga (*P. australis*) y el pino amarillo del sur (*P. elliottii*). Estos bosques se establecieron en suelo arenoso pobre en nutrientes y pronto fueron reemplazados por bosques caducifolios. En condiciones naturales, los incendios aseguran que los bosques de Coníferas sean una característica habitual del paisaje.

Unos pocos bosques de Coníferas constan de Coníferas de hoja caduca como el alerce (*Larix occidentalis*), que está muy extendido por el norte de las Montañas Rocosas. El ciprés calvo (*Taxodium distichum*) es una Conífera de hoja caduca común en el sur de Estados Unidos.

### *Tundra*

La tundra ártica es una llanura helada y sin árboles, que se encuentra en las regiones más septentrionales de Norteamérica, Europa y Asia (Figura 24.16). Constituye alrededor del 20% de la superficie terrestre. La temperatura es el factor abiótico más importante en la regulación del crecimiento de la vegetación en la tundra ártica. El permafrost está bajo la superficie del suelo, y las temperaturas en la superficie pueden superar los 0° sólo durante escasas horas al día, incluso durante el período vegetativo estival, que dura menos de dos meses. Las plantas dominantes en la tundra son los musgos, líquenes y otras especies de plantas y arbustos con flores. Los vegetales de la tundra almacenan hasta el 94% de su biomasa bajo tierra, en las raíces o rizomas. A 75° latitud norte, las precipitaciones medias anuales son inferiores a los 25 centímetros. Las pocas precipitaciones que caen se quedan en las capas de la superficie, por encima del permafrost, y la evaporación es lenta debido las bajas temperaturas. En consecuencia, la tundra ártica cuenta con numerosos lagos, pantanos y zonas de suelo anegado salpicadas por puntos más elevados, que son bastante secos y casi desérticos.

La tundra alpina se encuentra en las montañas, por encima del límite forestal. Es similar a la tundra ártica, salvo en que carece de permafrost, el período vegetativo es algo más largo y las temperaturas invernales son un poco más elevadas.

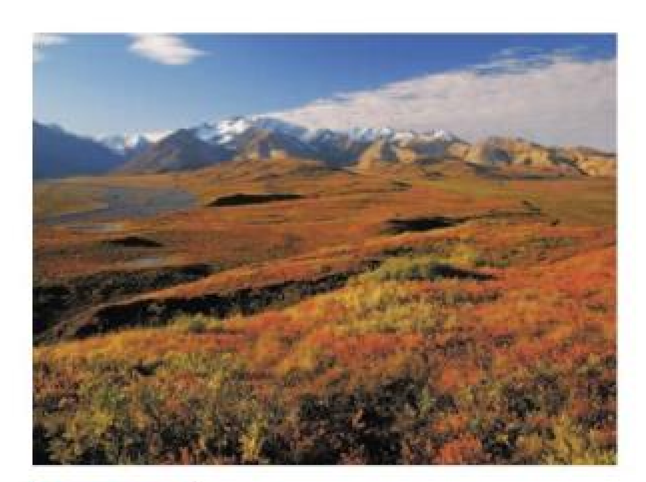


**Figura 24.16.** Tundra.

Musgos, líquenes y matas son las plantas dominantes en la tundra. La tundra ártica que se muestra aquí se encuentra en el Parque Nacional Denali, en Alaska.

## La penetración de luz, la temperatura y los nutrientes son importantes factores abióticos en los biomas acuáticos

Los biomas acuáticos cubren alrededor de tres cuartas partes de la superficie de la Tierra. Comprenden varios ecosistemas de agua dulce, océanos y biomas que se encuentran entre el agua dulce y el agua salada.

### *Lagos y estanques*

Los lagos son depresiones que contienen agua. La mayoría son naturales, otros los ha creado el hombre. Como bioma, sus fronteras están bien delimitadas. Los lagos suelen dividirse en zonas, conforme a la penetración de la luz y la distancia hasta la orilla (Figura 24.17). La *zona fótica* es la parte superior del lago, donde hay luz suficiente para la fotosíntesis. Bajo la zona fótica se encuentra la *zona afótica* o *profunda*, donde penetra muy poca luz o ninguna. La zona fótica puede dividirse a su vez en la *zona litoral*, de aguas poco profundas y cercana a la orilla, donde crecen plantas enraizadas y flotantes, y la *zona limnética*, de aguas profundas y más alejada de la orilla. Las plantas, las algas y las bacterias planctónicas de un lago sostienen un complejo ecosistema que se extiende a todas las zonas del lago. Los restos de los organismos que mueren en los niveles superiores se depositan poco a poco en el substrato del fondo del lago, una zona conocida como *zona béntica*.

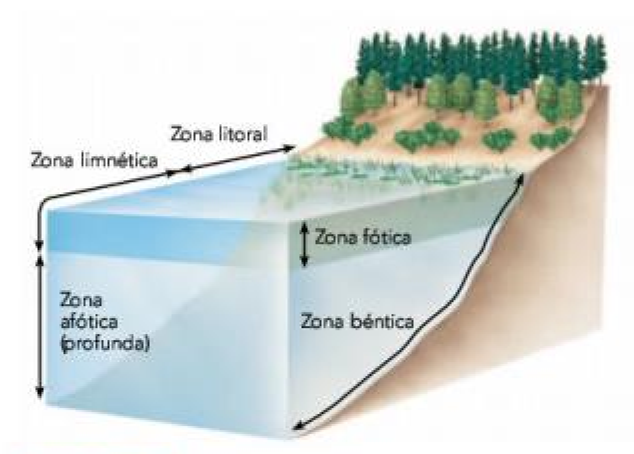



**Figura 24.17.** Zonas en un lago.

Las zonas fótica y afótica se diferencian por la penetración de luz. Las zonas litoral y limnética se diferencian por la distancia hasta la orilla. La zona béntica es la del fondo del lago, cualquiera que sea la profundidad.

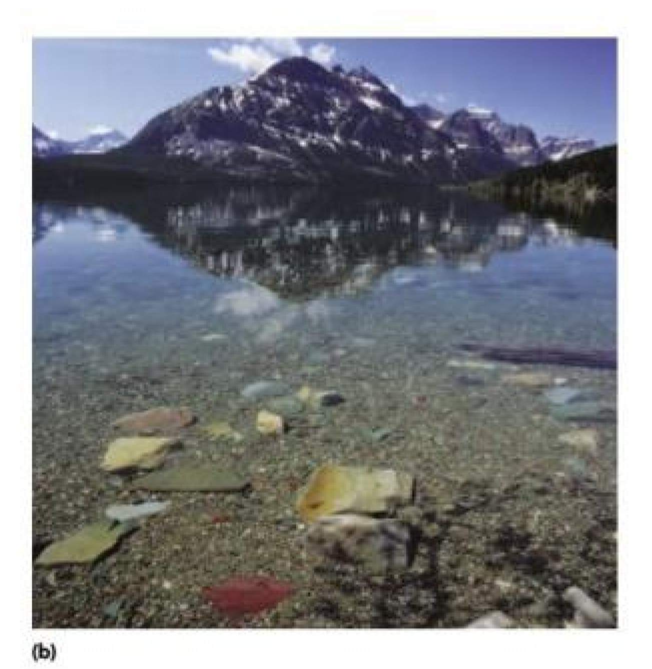
Los lagos que son poco profundos y ricos en nutrientes se denominan **eutróficos** (del griego *euthropos*, que significa «bien alimentado»; Figura 24.18a). Estos lagos se vuelven de color verde oscuro en verano debido a la «floración» de las algas, que estudiamos en el Capítulo 18. Cuando las algas mueren, son consumidas por las bacterias en el fondo del lago. El masivo incremento de la actividad de las bacterias puede reducir el suministro de oxígeno, hasta el punto de que los organismos aeróbicos no pueden vivir a partir de cierta profundidad. Es por ello que, en ocasiones, se da la muerte de peces en verano en lagos eutróficos. Por el contrario, los lagos profundos pobres en nutrientes se denominan lagos **oligotróficos** (de las palabras griegas para «pocos nutrientes»; Figura 24.18b). El agua es clara y existen menos organismos que en los lagos eutróficos, aunque el número de especies pueda ser similar en ambos tipos de lagos.

La densidad del agua varía con la temperatura. A medida que el agua se enfría, los enlaces de hidrógeno entre las moléculas de agua se vuelven más estables, y aumenta la densidad. A 4 °C, el agua alcanza su mayor densidad. Ésta disminuye entonces, conforme la temperatura desciende por debajo de 4 °C. A 0 °C, el agua líquida se solidifica, formando hielo. Como su densidad es menor que la del agua líquida, el hielo flota.

La densidad cambiante del agua debida a la temperatura produce una mezcla estacional de distintos tipos de agua, en los lagos de agua dulce situados en zonas templadas. Durante el verano, el agua cercana a la superficie de un lago absorbe el calor. El resultado es un patrón estival estable, en el que el agua más caliente y menos densa se sitúa por encima del agua más fría y más densa. Con la llegada del frío en otoño, las capas superiores del lago se enfrían gradualmente hasta que están más frías y densas que las capas inferiores. Es entonces cuando las capas superiores se hunden hacia el fondo del lago y las capas inferiores ascienden a la superficie, un fenómeno conocido como *remoción de las aguas*. Durante el invierno, cuando la superficie del lago está cubierta de hielo y la temperatura del agua es de cerca de 0 °C en la superficie y de 4 °C en el fondo, se da otro modelo estable. Como el hielo se forma en la parte superior del lago y no por todo él, los animales, plantas y microorganismos pueden sobrevivir al invierno en el lago. En primavera, el hielo se funde, y el agua de la superficie, que se calienta hasta alcanzar 4 °C, se hunde; lo que causa una segunda mezcla de las aguas. Las remociones que tienen lugar durante el otoño y la primavera mezclan los nutrientes del lago.



(a)



(b)

**Figura 24.18.** **Lagos eutróficos y oligotróficos.**

**(a)** Un lago eutrófico poco profundo en Oxford, Inglaterra. **(b)** Un lago oligotrófico en el *Glacier National Park*, Montana.

## *Humedales de agua dulce*

Los humedales engloban llanuras inundadas, cuya vegetación dominante son las gramíneas y plantas herbáceas; las marismas, cuya vegetación dominante son las hierbas y juncos (hierbas de tallo hueco); los pantanos, dominados por plantas leñosas de distintos tipos; y las turberas, cuya vegetación está formada por musgo esfagnáceos y pequeños arbustos tolerantes a sustancias ácidas. Las condiciones del suelo en los humedales varían entre estar, permanente o periódicamente, inundados o, permanente o periódicamente, saturados de agua. Los humedales son ecosistemas muy variados y complejos, y, debido a las numerosas variables que influyen en ellos, su funcionamiento no es fácil de comprender. Históricamente, las personas han visto los humedales como áreas que necesitan ser drenadas. Durante los últimos 200 años, se han perdido más de la mitad de humedales de los 48 estados más meridionales de Estados Unidos. Como los mosquitos se desarrollan en el agua, la desaparición de los humedales ha hecho que, en Estados Unidos, el mosquito portador de la malaria no sea tan común. No obstante, en los últimos años, el valor de los humedales se ha hecho cada vez más patente. Los humedales contienen grandes cantidades de agua y pueden ser importantes amortiguadores contra las inundaciones. También funcionan como sistemas de filtración y purificación del agua y son un hábitat de gran trascendencia para la vida salvaje.

## *Corrientes y ríos*

Las corrientes y los ríos son ecosistemas en los que el agua fluye. El tamaño de la vía fluvial y la velocidad del agua son dos variables fundamentales que determinan los tipos de organismos que habitan estos cuerpos de agua. El clima de la región y las perturbaciones periódicas, como las sequías y las inundaciones, también son factores importantes.

La influencia del ser humano en las corrientes y ríos comprende contaminación, aterramiento y regulación de la corriente. Las causas de la contaminación son muchas y diversas. Los lodos de un aterramiento están formados por finas partículas del suelo que permanecen en suspensión o se depositan poco a poco. El aterramiento se debe a la explotación maderera, minera, y a otras actividades que asolan la vegetación o alteran el suelo. Dentro de la regulación de las corrientes encontramos la extracción de agua para la irrigación o la construcción de presas. Aunque las presas representan beneficios económicos en términos de energía eléctrica y de control de inundaciones, también conllevan un elevado coste ambiental. Los embalses que se forman en el sentido ascendente de las presas acumulan limo y nutrientes, y suelen convertirse en eutróficos. En las áreas tropicales, estos embalses pueden proveer lugares adicionales para el establecimiento de enfermedades parasíticas como la malaria y la esquistosomiasis. Aguas abajo de los embalses, los niveles de nutrientes son mínimos y la corriente suele verse reducida.

## *Océanos*

Los océanos son enormes biomas de agua salada de una inmensa complejidad física y biológica. Como ya vimos en el Capítulo 18, los océanos contienen muchas especies de algas y bacterias planctónicas, que llevan a cabo la mitad de la fotosíntesis mundial. El plancton heterótrofo, denominado *zooplancton*, se alimenta de la mayoría de estos organismos microscópicos. Más arriba en la cadena alimenticia, el *necton* consume tanto fitoplancton como zooplancton. El necton es el término colectivo para los animales, como peces y ballenas, que pueden moverse independientemente de las corrientes marinas.

Los océanos se dividen en zonas similares a las de los lagos. La zona más cercana a la costa se denomina *zona intermareal*, que es la zona entre las mareas altas o pleamares y las mareas bajas o bajamares (Figura 24.19). Por tanto, la zona intermareal está bajo el agua durante parte del tiempo y expuesta al aire durante el resto. Las zonas entre mareas se caracterizan por tener un oleaje muy vigoroso durante el cambio de las mareas, que tiene lugar cuatro veces al día en casi todo el mundo. En algunas zonas intermareal, el substrato está formado por arena y, en otras, por lechos rocosos. Estos últimos proporcionan a una gran variedad de algas pardas, verdes y rojas, y otros invertebrados marinos, al igual que a algunas especies de hierbas y Angiospermas acuáticas marinas, lugares para adherirse.

Más allá de la zona intermareal está la *zona nerítica*, situada sobre la plataforma continental, y la *zona oceánica*, que comienza al borde de la plataforma continental y alcanza enormes profundidades. En las regiones templadas, podemos hallar más fitoplancton en las aguas más cálidas superficiales de la zona nerítica.

## *Estuarios y marismas*

Un estuario es un área de la costa, parcialmente cerrada, en la que se mezcla el agua de un río con el agua salada del océano. Si la marea asciende, el agua salada puede exten-

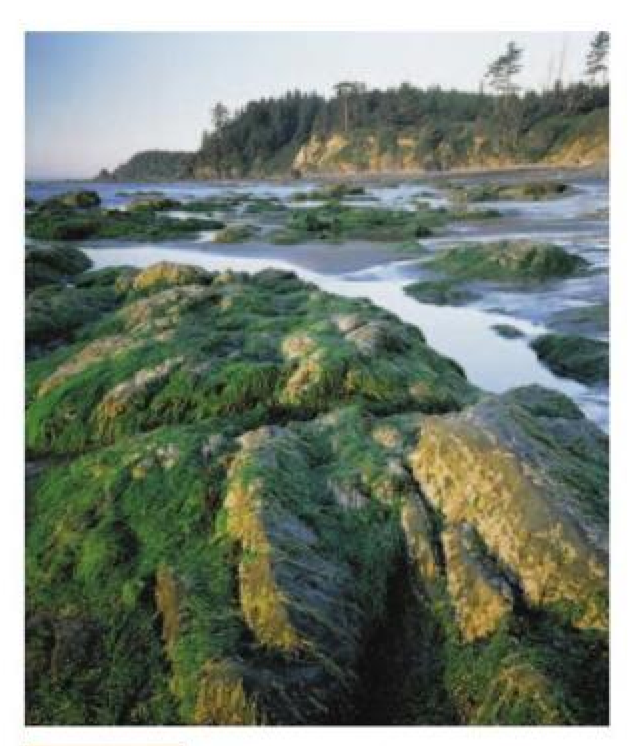


**Figura 24.19.** **Zona intermareal.**
Las marismas de esta zona rocosa entre mareas del *Olympic National Park*, en Washington, albergan muchas especies de algas y de invertebrados.



**Figura 24.20.** **Marismas.**
Las marismas, como ésta de Cape Elizabeth, en Maine, están llenas de hierbas que toleran la sal.

derse hacia arriba, por el río, a una distancia considerable. Si la marea desciende, el agua dulce puede avanzar bastante hacia dentro del océano. Los ríos depositan grandes cantidades de nutrientes en los estuarios. Estos nutrientes son los responsables de los ricos agregados de vida vegetal y animal. Algunas plantas con flores, sobre todo la seda de mar ancha (*Zostera marina*), son muy comunes e importantes dentro de los estuarios.

Las marismas se forman en las planicies aluviales que rodean los estuarios y en torno a bancos de arena e islas (Figura 24.20). El agua de una marisma suele ser salobre, o parcialmente salada, y su salinidad varía dependiendo de las mareas. En las marismas son muy comunes los meandros y los lucios, donde la evaporación aumenta la concentración de sal. Varias plantas con flores, como los mangles y las gramíneas que toleran a la sal de los géneros *Spartina* y *Distichlis*, crecen bien en las marismas. Estas plantas son de gran interés para los ingenieros genéticos cuyo objetivo es aumentar la tolerancia a la sal de los cultivos agrícolas.

Las algas y otros saprobios microscópicos, en su mayoría bacterias, también habitan las marismas. Estos organismos sirven como base de la cadena alimenticia en la que están implicados los invertebrados acuáticos, así como muchas clases de vertebrados, tanto acuáticos como terrestres. Las cadenas alimenticias de las marismas son complejas y aún no se comprende muy bien su funcionamiento.

## Repaso de la sección

1. **¿Qué es la Biosfera?**
2. **Describe el bioma del Bosque mediterráneo.**
3. **¿Qué es un bosque de ribera?**
4. **¿Qué es la taiga?**
5. **Contrasta los lagos eutróficos con los oligotróficos.**

# RESUMEN

## Factores abióticos en la Ecología

**Los factores abióticos son las variables físicas en el medio ambiente de un organismo (págs. 575-577)**
La mayoría de los organismos tienen una temperatura similar a la de su entorno y están formados en un 60% por agua. Los organismos fotosintéticos deben enfrentarse al desafío de absorber la suficiente luz solar para llevar a cabo la fotosíntesis, al tiempo que evitan los efectos nocivos de la radiación del sol. El viento aumenta la tasa de evaporación y la pérdida de calor de los organismos terrestres. El suelo contiene iones inorgánicos que son absorbidos por las raíces de los vegetales. Las perturbaciones son fuerzas o acontecimientos, como tornados, huracanes, inundaciones, incendios y la actividad humana, que provocan cambios en un medio.

**La inclinación del eje terrestre es la causante de las estaciones y afecta a la temperatura (págs. 577-579)**
Desde mediados de marzo hasta mediados de septiembre, el Hemisferio Norte está inclinado hacia el Sol y disfruta de las estaciones de primavera y verano. Durante el resto del año, el Hemisferio Norte está inclinado en sentido contrario al Sol y experimenta entonces las estaciones de otoño e invierno. Los cambios estacionales relativos a la duración del día son mayores en los polos que en los Trópicos. La temperatura media anual es menor en los polos y mayor en los Trópicos.

**El aire circula en la atmósfera conforme a seis células globales (págs. 579-580)**
Cerca del ecuador, el aire se eleva y la presión atmosférica es baja. Cerca de los 30° latitud norte y sur, el aire de altitud elevada cae y la presión atmosférica es alta. Existen otras dos regiones de baja presión cerca de 60° latitud norte y sur, y otras dos zonas de alta presión más en los polos. El aire circula en seis células entre las zonas de baja presión, donde las precipitaciones son intensas, y las zonas de alta presión, donde las precipitaciones son escasas.

**La rotación y topografía de la Tierra afectan a los patrones globales del viento y las precipitaciones (págs. 580-582)**
Como el ecuador gira más rápido que los polos, los vientos que soplan hacia el ecuador se desvían hacia el oeste, y los vientos que soplan hacia los polos se desvían hacia el este. Las cadenas montañosas influyen en la circulación del aire y en las precipitaciones.

## Ecosistemas

Un ecosistema consta de todos los organismos y factores abióticos que se dan en un medio ambiente determinado. Los ecosistemas pueden ser pequeños o grandes. El ecosistema más grande es la Biosfera.

**La Biosfera puede dividirse en reinos biogeográficos y biomas (págs. 582-584)**
Los territorios biogeográficos son amplias zonas geográficas caracterizadas por grupos distintivos de organismos. Los biomas son los tipos de ecosistemas terrestres y acuáticos principales que cubren vastas áreas. Los biomas terrestres se definen en gran medida según la vegetación.

**Los biomas terrestres se caracterizan por las precipitaciones, la temperatura y la vegetación (págs. 584-588)**
Dentro de los biomas terrestres encontramos bosques o selvas tropicales, sabanas, praderas, desiertos, bosques mediterráneos, bosques templados-caducifolios, bosques de Coníferas y tundras. Los bosques o selvas tropicales suelen estar divididos en estratos verticales de vegetación y son el hogar de la mitad de todas las especies animales y vegetales conocidas. La flora fundamental, tanto en las sabanas como en las praderas, son las gramíneas, pero las sabanas también cuentan con algún que otro arbusto y árbol de altura. De media, las praderas reciben menos precipitaciones que las sabanas. Los desiertos reciben una precipitación media anual ínfima, pueden ser cálidos o fríos, y suelen experimentar grandes variaciones de temperatura. El bosque mediterráneo está caracterizado por veranos muy secos y calurosos, e inviernos fríos y húmedos. Los bosques templados-caducifolios suelen tener cuatro estaciones claramente diferenciadas y la flora dominante suelen ser Dicotiledóneas, como el roble o el arce. Los bosques lluviosos de Coníferas presentan una pluviometría anual muy elevada y árboles extremadamente grandes, como la tsuga del Pacífico y el pino de Oregón. Los bosques de Coníferas del norte, o taigas, se caracterizan por algunas especies de Coníferas, arbustos con flores y hierbas, mientras que los bosques de Coníferas del sudeste de Estados Unidos suelen estar compuestos de pinos. La tundra es una llanura helada y sin árboles, que se encuentra en las regiones más septentrionales del Hemisferio Norte y por encima del límite forestal en las montañas.

**La penetración de la luz, la temperatura y los nutrientes son importantes factores abióticos en los biomas acuáticos (págs. 588-591)**
Los lagos y los estanques, los humedales de agua dulce, las corrientes y los ríos, los océanos, los estuarios y las marismas son biomas acuáticos. Los lagos están divididos en zonas, dependiendo de la luz y de la distancia a la orilla. Los lagos eutróficos son poco profundos y ricos en nutrientes. Los lagos oligotróficos son profundos y pobres en nutrientes. En los lagos de agua dulce de las regiones templadas, el agua de la superficie y el agua del fondo se mezclan durante el otoño y la primavera mediante el proceso de remoción. Los humedales de agua dulce, incluidos llanuras inundadas, lagunas, pantanos y turberas, presentan un suelo que, periódica o permanentemente, se inunda

o se satura de agua. En las corrientes y los ríos, el agua fluye. Su tamaño y la velocidad a la que fluye el agua por ellos determina los tipos de organismos que los habitan. Los océanos son grandes biomas de agua salada. Están divididos en zonas parecidas a las de los lagos, además de las zonas intermareal, nerítica y oceánica. Los estuarios son áreas costeras, parcialmente cerradas, donde se unen el agua dulce y el agua salada. Los estuarios contienen una alta concentración de nutrientes, y en ellos habita una rica variedad de vida vegetal y animal. Las marismas se forman alrededor de los estuarios, los bancos de arena y las islas; las pueblan manglares, gramíneas tolerantes a la sal y varios microorganismos que sirven como base de complejas cadenas alimenticias.

## Cuestiones de repaso

1. ¿Cómo soluciona la salgada u orgaza el problema del exceso de sal en el suelo?
2. ¿En qué época del año está el Hemisferio Norte inclinado en contra del Sol? ¿En qué época son los días más cortos que las noches en el Hemisferio Sur?
3. ¿A qué latitud se halla la mayoría de las regiones con abundantes precipitaciones? ¿Por qué?
4. Explica el efecto de la rotación de la Tierra en los vientos alisios.
5. ¿Qué es una sombra pluviométrica? ¿Dónde se encuentra la mayoría de las sombras pluviométricas?
6. ¿Cuál es la diferencia entre un ecosistema y un bioma?
7. Describe los estratos verticales de un bosque o selva tropical.
8. ¿Por qué han disminuido las áreas cubiertas por praderas?
9. ¿En qué lugar de los Estados Unidos encontraríamos bosques templados-caducifolios?
10. ¿Qué es el *krummholz*, y dónde se encuentra?
11. Describe las características de la tundra ártica y alpina.
12. ¿A qué temperatura alcanza el agua su mayor densidad?
13. ¿En qué consiste el fenómeno de renovación en un lago y cuándo tiene lugar?
14. ¿Por qué la malaria ha desaparecido prácticamente de Estados Unidos en los últimos 200 años?
15. ¿Qué es un estuario?

## Cuestiones para reflexionar y debatir

1. Si vivieras en una zona de escasas precipitaciones, ¿cómo podrías determinar si este patrón climático está causado por la latitud o por una sombra pluviométrica?
2. Imagina que te encuentras en un lugar salvaje, en plena naturaleza, en algún lugar de la Tierra, a finales de junio. ¿De qué manera podrías utilizar los factores abióticos y la vegetación de la zona para determinar tu latitud aproximada y saber si estás al norte o al sur del ecuador?
3. ¿Crees que ecólogos expertos podrían establecer con éxito un nuevo bioma artificial utilizando vegetales de todo el mundo en una región geográfica determinada? Explica por qué o por qué no.
4. ¿Cuál es el ecosistema más pequeño que conoces?
5. Piensa en una pradera que ha sido pastoreada por demasiado ganado durante muchos años. Un bombeo excesivo de aguas subterráneas disminuye el nivel freático por debajo de la pradera. ¿Se convertirá la pradera en un bioma diferente? Explica por qué o por qué no.
6. El drenaje de los humedales elimina el hábitat de muchos vegetales y animales, incluidos los mosquitos. ¿Cómo se pueden controlar las enfermedades causadas por los mosquitos, como la malaria, sin la destrucción de hábitat?
7. Dibuja una serie de vistas transversales de un lago profundo para mostrar la secuencia de cambios en las capas de densidad del agua durante un año, con el fin de exponer los cambios de estratificación y renovación.

## Conexión evolutiva

¿Qué presiones selectivas únicas tienen que afrontar los organismos que viven en estuarios y en marismas saladas, y cómo pueden adaptarse las plantas a estas presiones?

## Para saber más

Abbey, Edward. *Desert Solitaire*. New York: Ballantine Books, 1991. Este fascinante libro es un clásico. En él, Abbey habla de las tres estaciones que pasó como policía forestal en el *Arches National Park*, en Utah. Al igual que todos los libros de Abbey, merece la pena leerlo.

Barbour, Michael G., Jack H. Burk, Wanna D. Pitts, Frank S. Gilliam y Mark W. Schwartz. *Terrestrial Plant Ecology*. 3.ª ed. San Francisco: Benjamin Cummings, 1999. Este libro expone toda la Ecología vegetal moderna.

Brower, Kenneth. *The Winemaker's Marsh: Four Seasons in a Restored Wetland*. San Francisco: Sierra Club Books, 2001. Brower cuenta la historia de un vinatero llamado Sam Sebastiani, que convirtió 90 acres de un campo de heno en un humedal, que ahora cobija a 156 especies de aves.

Burroughs, John, y Richard Fleck, ed. *Deep Woods*. Syracuse: Syracuse University Press, 1998. John Burroughs popularizó el ensayo sobre la naturaleza en la literatura americana. Escribió entre 1871 y 1912, visitó Yellowstone con el presidente Theodore Roosevelt y recorrió a pie el Gran Cañón.

Leopold, Aldo. *A Sand County Almanac*. New York: Ballantine Books, 1990. Publicado inicialmente en 1949, es un libro que cualquier persona interesada en la literatura de la naturaleza debería leer. Este libro ha influido a muchos escritores y activistas ecologistas. Leopold escribió el libro mientras vivía en una choza veraniega, cerca del río Wisconsin.

Muir, John. *My First Summer in the Sierra.* East Rutherford, NJ: Penguin, 1997. Publicado por primera vez en 1911, el libro narra las observaciones de John Muir como pastor en las Sierras en 1869, cuando era un joven emigrante escocés, antes de convertirse en un famoso naturalista. Este libro forma parte de la colección *Penguin Nature Classic Series*, que volvió a publicarse en la década de 1990. Esta colección incluye ocho interesantes libros sobre naturalistas que vivieron y trabajaron en biomas específicos.

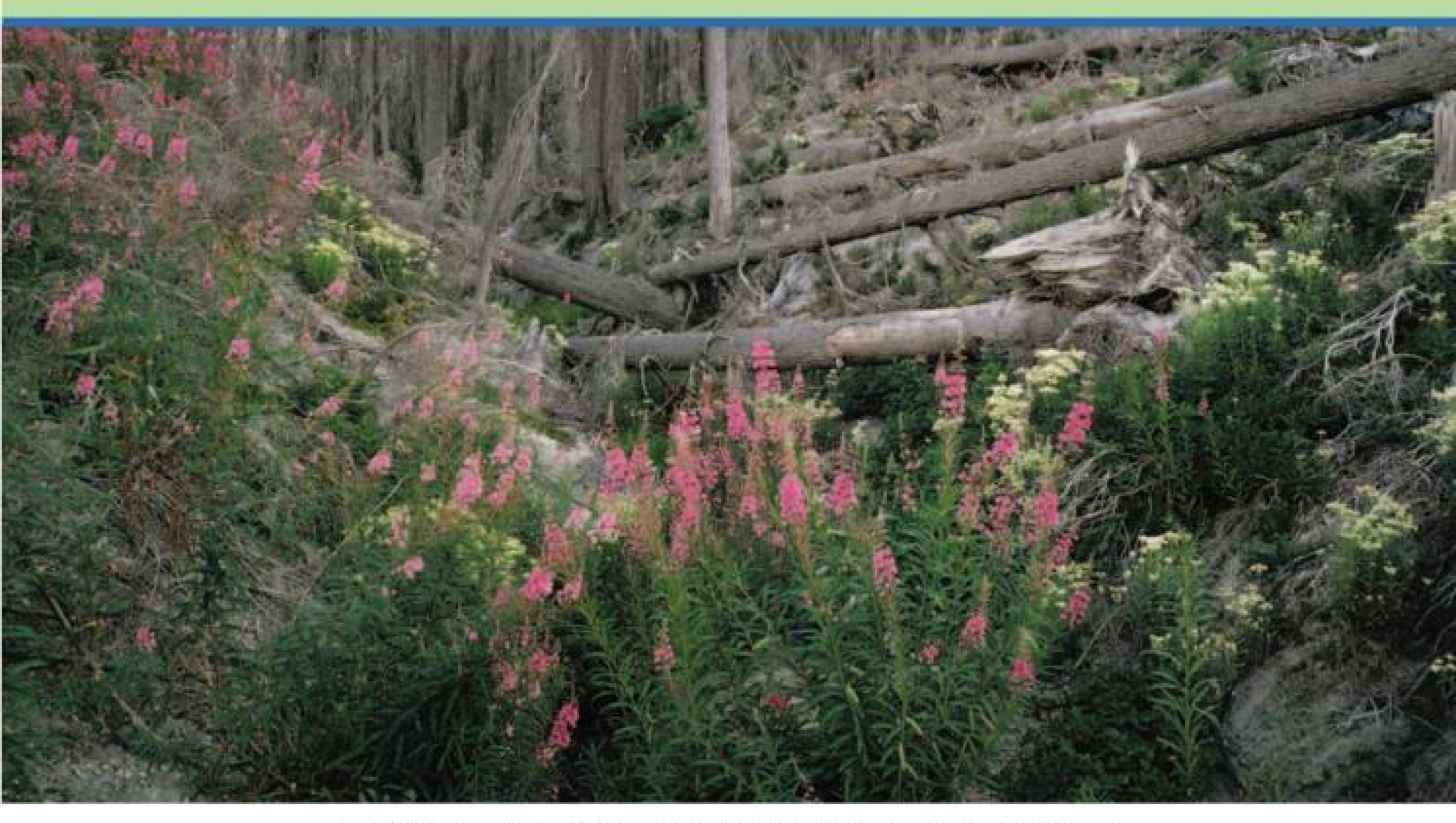
Murray, Peter. *Deserts (Biomes of Nature)*. Chanhassen, MN: Child's World, 1996. Aunque están escritos para niños entre nueve y 12 años, los nueve libros de esta colección resultan interesantes para todas las edades. Cada libro describe un bioma específico y presenta varias actividades relacionadas con él.

Robert L. Smith, y Thomas M. Smith. *Ecologia*. 4.ª ed. Pearson Educacion, 2001.

Zwinger, Ann. *The Mysterious Lands: A Naturalist Explores the Four Great Deserts of the Southwest.* Tucson: University of Arizona Press, 1996. Éste es uno de los tantos libros fantásticos sobre la naturaleza, escrito por una escritora destacada.

25

# Dinámica de los ecosistemas: cómo funcionan los ecosistemas



Laurel de San Antonio o epilobio, *Mt. St. Helens National Volcanic Monument*, Washington.

## Poblaciones

Las características reproductoras de las plantas plantean retos en el estudio de una población vegetal

La distribución de los vegetales en una población puede ser aleatoria, uniforme o por agregados

La distribución por edades y la curva de supervivencia definen la estructura por edades de una población

El crecimiento de una población a lo largo del tiempo se ve limitado por los recursos ambientales

El crecimiento de una población vegetal depende de sus patrones de reproducción

## Interacciones entre organismos en los ecosistemas

El comensalismo y el mutualismo son interacciones en las que al menos una de las especies resulta beneficiada

La conducta predatoria, herbívora y el parasitismo son interacciones en las que al menos una de las especies se ve perjudicada

Las plantas compiten por los recursos con miembros de su propia especie o de otras

## Comunidades y ecosistemas

Las comunidades pueden caracterizarse por las especies que las componen y por la distribución vertical y horizontal de éstas

A menudo, los medios aparentemente uniformes incluyen diferentes microhábitat

Un nivel moderado de perturbaciones puede incrementar el número de especies en un ecosistema

La sucesión ecológica describe la variación en las comunidades a lo largo del tiempo

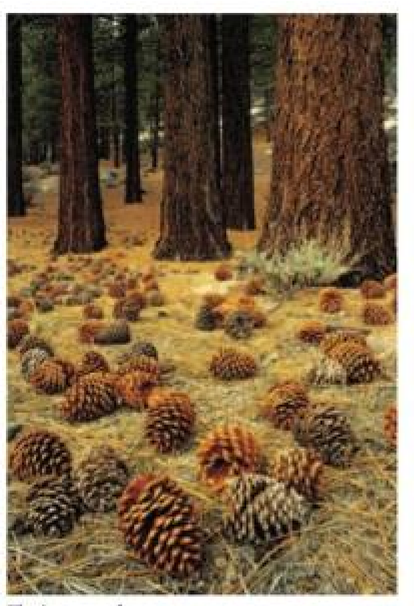
La energía almacenada en los organismos fotosintéticos se transmite de manera ineficaz a otros organismos del mismo ecosistema

La magnificación biológica incrementa la concentración de algunas sustancias tóxicas en niveles tróficos superiores

El agua y los nutrientes siguen ciclos entre componentes bióticos y abióticos de los ecosistemas

La actividad humana ha dividido los ecosistemas estables en fragmentos distanciados

El pino ponderosa *(Pinus ponderosa)* posee un tronco entre marrón-amarillento y marrón-rojizo, y una corteza gruesa y resistente al fuego. En los árboles más viejos, la corteza huele a vainilla. Existen cinco subespecies de pino ponderosa en el área natural de este árbol, las colinas de las Montañas Rocosas que se extienden desde el norte de México hasta el sur de Canadá. Aunque, en ocasiones, los pinos ponderosa crecen en zonas densas inalteradas, es más común encontrarlos como árboles individuales bastante separados, en la zona de transición entre praderas y bosques de montaña. Ocasionalmente, se dan otras plantas junto a los pinos ponderosa, entre los que se encuentran varios tipos de Coníferas como los enebros, piceas azules, pinos torcidos y pinos de Oregón, así como álamos y chopos de Virginia en áreas de mayor humedad.


El pino ponderosa.

En condiciones naturales, aproximadamente cada tres años se producen incendios de baja intensidad a nivel del suelo en los bosques de pinos ponderosa. Normalmente sobreviven las gramíneas y algunos arbustos y árboles maduros, mientras que los árboles y arbustos más pequeños son destruidos. Cada siglo se producen dos o tres incendios de mayor intensidad que pueden acabar con la mayoría de los árboles. Entre 1850 y principios de la década de 1900, la tala de pinos ponderosa para la construcción, para fabricar vallados, traviesas de vías férreas y vigas para las minas devastó las existencias naturales del árbol en varias zonas. Desde entonces, el establecimiento de *Bosques Nacionales* ha aumentado notablemente la extensión de los bosques de pinos ponderosa. Sin embargo, la supresión de todos los incendios ha permitido que los arbustos y árboles pequeños crezcan sin control, incrementando notoriamente el riesgo de incendios a gran escala.

Las semillas de los pinos ponderosa son del agrado de varias especies de ardillas, entre las que figuran la ardilla de Albert (*Sciurus alberti*), que esconde las semillas en el suelo, y de aves como el cascanueces americano o de Clark (*Nucifraga columbiana*), que las esconde en rincones y grietas de rocas y de árboles. Estas semillas sirven de reserva de alimento durante el invierno. Los ciervos forrajean en los bosques de pinos ponderosa, donde se alimentan de gramíneas y arbustos, y mordisquean la corteza de los árboles más jóvenes durante los periodos de nevadas intensas. Los machos utilizan los árboles más viejos como lugares donde frotarse para eliminar las vellosidades de su cornamenta. Los coyotes, los pumas y los osos pasan regularmente por el bosque para abastecerse de alimentos.

En este capítulo, vamos a estudiar cómo interaccionan organismos, como el pino ponderosa, con miembros de su propia especie, de otras especies y con las características abióticas de su medio. Vamos a examinar las dinámicas que tienen lugar en grupos de organismos que interactúan y cómo encajan estos organismos en el ecosistema, como en el caso de los bosques de Coníferas de las Montañas Rocosas.


Cascanueces americano o de Clark.


Ardilla de Albert.

# Poblaciones

Los ecólogos se suelen centrar en el estudio de ecosistemas más pequeños en lugar de en la Biosfera en su conjunto. Cada ecosistema terrestre cuenta con un grupo predominante de vegetales y especies asociadas de animales y de otros organismos, así como con características abióticas distintivas. Como aprendimos en el Capítulo 24, la ubicación de un ecosistema en el planeta determina muchas de sus características abióticas, como su rango de temperaturas, la dirección y la intensidad de los vientos dominantes, y la duración de sus estaciones. Los componentes bióticos de un ecosistema interactúan entre sí y con los componentes abióticos de diversas maneras.

Los componentes bióticos de un ecosistema constan de poblaciones de organismos. Una **población** es un grupo de organismos que pueden cruzarse entre sí, de la misma especie y en un mismo lugar. Un ecosistema puede contener varias poblaciones de un determinado organismo o únicamente una. Si una población está aislada reproductivamente de otras poblaciones, se puede considerar que es una especie, o al menos está camino de la especiación (Capítulo 15). Se pueden encontrar también poblaciones de la misma especie en más de un ecosistema.

## Las características reproductoras de las plantas plantean retos en el estudio de una población vegetal

La mayoría de los animales, bacterias y algas unicelulares viven como individuos, y en los estudios de poblaciones se les trata como unidades aisladas. Es sencillo definir parámetros para los estudios de población de estos organismos, como la distribución por edades, la densidad de población, la distribución en el tiempo, los índices de natalidad y de mortalidad, el crecimiento poblacional, y además los resultados se pueden analizar fácilmente gracias a métodos estadísticos establecidos.

Sin embargo, las poblaciones vegetales son más complejas, y la Ecología de las poblaciones vegetales es un campo muy nuevo, aún en desarrollo. Mientras que algunas plantas son claramente individuos, otros son parte de un organismo colectivo. Numerosas plantas se reproducen vegetativamente a través de vástagos que se forman en las raíces subterráneas. El organismo de mayor tamaño del mundo podría ser un clon de álamos conectados e idénticos genéticamente, que se encuentra al oeste de Norteamérica. Dicho clon, descubierto cerca de las Montañas Wasatch de Utah, se extiende a lo largo de 80 hectáreas. ¿Debería considerarse como uno o como varios individuos? Si lo consideramos un único vegetal, ¿cómo definimos su edad? En la mayoría de los aspectos fisiológicos, cada árbol se comporta como un individuo. Incluso en un vegetal que no sea parte de un clon, algunas partes pueden morir mientras otras continúan viviendo. Dado que las plantas crecen a partir de los meristemos apicales, puede afirmarse que en cierto sentido cada meristemo es una planta individual en potencia.

En las plantas con semillas, la formación de una semilla puede dar origen a un nuevo individuo, pero dicha semilla debe germinar. Son muchos los factores que influyen en el número de semillas que produce anualmente un vegetal, y la producción de semillas de una planta silvestre suele ser difícil de calcular. Además, las variaciones en el viento o la presencia de animales pueden influir notablemente en el número de semillas que germinan. Algunas semillas permanecen en estado de dormancia y germinan al cabo de varios años, si es que llegan a germinar.

Como aprendimos en el Capítulo 15, incluso definir una población y una especie es complejo en el caso de las plantas. Las plantas se hibridan entre especies e incluso entre géneros más fácilmente de lo que lo pueden hacer los animales. Por ejemplo, el trigo ($2n = 42$) surgió naturalmente a partir de una combinación de los genomas de tres especies (cada una $2n = 14$), en dos cruzamientos amplios independientes (Capítulo 14). No es raro encontrar este tipo de cruces transgénericos en el reino vegetal. Algunos biólogos evolutivos apuntan que la capacidad de las plantas para cruzarse con mayor facilidad significa que la especiación es menos compleja en las plantas que en los animales.

## La distribución de los vegetales en una población puede ser aleatoria, uniforme o por agregados

Los vegetales, como ocurre con otros organismos, se distribuyen conforme a uno de tres patrones básicos: aleatorio, uniforme o por agregados (Figura 25.1). La distribución aleatoria suele ser típica de plantas con semillas que son ligeras y se expanden con el viento, como ocurre con los dientes de león. Este patrón predomina también en los lugares donde las condiciones que favorecen el crecimiento están distribuidas en sí de manera aleatoria. Un césped bien cuidado es un ejemplo de distribución uniforme o equitativamente espaciada. En ocasiones, los pinos siguen una distribución uniforme en los bosques al ensombrecer



(a)



(b)



(c)

**Figura 25.1.** Patrones de distribución vegetal.

(a) Los árboles de hoja caduca de este bosque crecen según una distribución aleatoria. (b) En este pinar, los árboles están distribuidos uniformemente. (c) Las varas floridas del «bear grass» *(Xantophyllum tenax)* crecen según una distribución por agregados.

las plántulas cercanas a ellos e impedir de esta manera su crecimiento. Otras plantas logran una distribución uniforme al producir compuestos que inhiben la germinación de las semillas, trazando a su alrededor una configuración circular. Esta inhibición, denominada **alelopatía**, reduce la competencia por el agua y los nutrientes del suelo. La distribución por agregados puede resultar de la reproducción vegetativa de los vegetales o de una dispersión con un alcance menor de semillas pesadas y menos móviles. Por ello, el patrón de distribución de una determinada población vegetal puede aportar valiosa información sobre el tipo de vida de un vegetal y su historia.

Los patrones de distribución dependen en gran medida de una escala. De hecho, los vegetales pueden estar distribuidos uniformemente a pequeña escala, de manera aleatoria a escala intermedia y por agregados a gran escala. Por ejemplo, una sola planta de fresas silvestres genera tallos rastreros, produciendo un agregado uniforme a pequeña escala. A una escala intermedia, los agregados pueden estar distribuidos aleatoriamente. Y a gran escala, los racimos pueden agruparse en zonas donde las condiciones del suelo y la intensidad de luz son las mejores para la especie.

Las poblaciones del arbusto de la creosota (*Larrea tridentata*) cambian su patrón de distribución a lo largo del tiempo. Dado que sólo algunos lugares son adecuados para la germinación de sus semillas, los arbustos de creosota comienzan su vida con una distribución por agregados. Dentro de los propios agregados surge competencia, lo que da lugar a una distribución aleatoria. Por último, las raíces de los vegetales más grandes compiten entre sí, de esta manera se origina una distribución uniforme. Un estudio detallado de los arbustos de creosota, realizado por Donald Phillips y James MacMahon, de *Utah State University*, demostró que las raíces de este vegetal no suelen solaparse y que no son circulares, y sugirió que existe competencia entre los vegetales vecinos.

## La distribución por edades y la curva de supervivencia definen la estructura por edades de una población

La longevidad de las distintas especies vegetales varía notablemente. Muchos vegetales viven únicamente durante un período vegetativo, mientras que otros viven durante miles de años. Entre estos extremos hay plantas, como las bienales, que sólo producen crecimiento vegetativo durante el primer año y florecen durante el segundo. Los gráficos de distribución por edades indican el número

relativo de individuos de distintas edades de una población (Figura 25.2). Estos gráficos no sólo muestran la edad más común en una población, sino también la edad con el índice de mortalidad más elevado.

Las curvas de supervivencia muestran cómo el índice de mortalidad de una población está relacionado con la edad (Figura 25.3). Las curvas se dividen en tres tipos básicos. En las poblaciones con una curva del tipo I, el índice de mortalidad de los individuos jóvenes y de edad mediana es muy bajo, pero aumenta pronunciadamente al alcanzar una edad avanzada. Las poblaciones con curva del tipo II cuentan con el mismo índice de mortalidad en todas las edades. Las poblaciones con curva del tipo III presentan un índice de mortalidad muy elevado, en los individuos jóvenes, y muy bajo, en los de mediana y avanzada edad.

En el caso de las plantas, es fácil entender un elevado índice de mortalidad entre los individuos más viejos (curva tipo I), habida cuenta del deterioro acumulado por ellos. Además, la selección natural carece de mecanismos que favorezcan la supervivencia de los vegetales que ya han pasado su edad fértil. Por el contrario, un elevado índice de mortalidad en plántulas y en juveniles (curva tipo III) puede resultar a primera vista extraño. La selección natural debería favorecer las adaptaciones que aumentan la supervivencia de las plantas jóvenes, que pronto serán fértiles. Sin embargo, los juveniles poseen una amplia variedad de genotipos, expuestos a la selección natural. Además, las plantas son más vulnerables frente a los herbívoros y frente a unas condiciones de crecimiento difíciles, como un suelo fino o estar a la sombra de otros vegetales, durante la germinación, el crecimiento de la plántula y el establecimiento del vegetal maduro. Además, a una planta joven con raíces poco profundas le puede resultar imposible obtener suficiente agua y nutrientes.

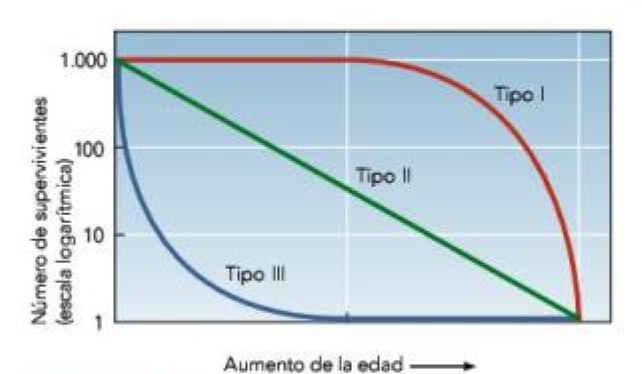
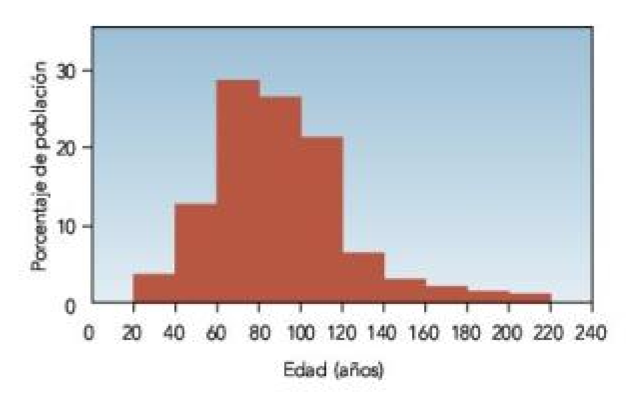



**Figura 25.3.** **Curvas de supervivencia.**
En cada curva, una marcada inclinación representa una notable disminución del número de supervivientes (el índice de mortalidad es alto). Una zona relativamente recta representa un período en el que número de supervivientes permanece bastante estable (el índice de mortalidad es bajo).



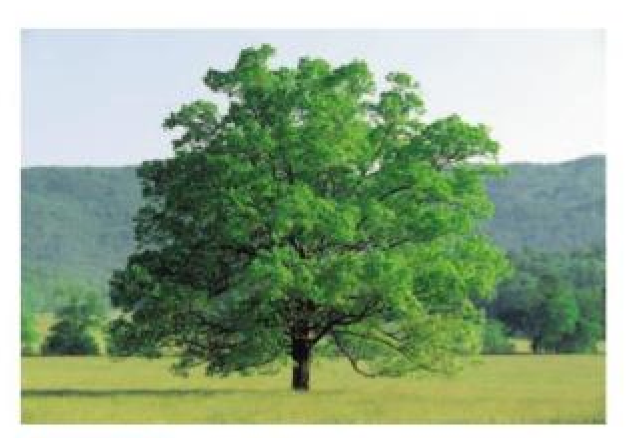



**Figura 25.2.** **Gráfico de distribución por edades.**
La población de robles (*Quercus*) que representa este gráfico está compuesta, principalmente, por individuos de mediana edad. En los últimos 20 años, no se ha registrado ningún árbol nuevo en esta población.

## El crecimiento de una población a lo largo del tiempo se ve limitado por los recursos ambientales

La Demografía es el estudio de los cambios en el tamaño de una población a lo largo del tiempo. Con frecuencia, se emplean bacterias y otros organismos unicelulares para desarrollar modelos de crecimiento de población, ya que pueden estudiarse fácilmente en un laboratorio, donde las variables pueden controlarse. Además, como la división de un organismo unicelular produce de inmediato nuevos organismos, no existen períodos embriológicos o de

desarrollo complejos que deban tenerse en cuenta. En el caso de las plantas, particularmente en el terreno, los estudios demográficos han de incluir numerosas variables. Por ejemplo, una población de pinos torcidos (*Pinus contorta*) aumentará si se da un incremento en el número de semillas producidas, el número de semillas liberadas por el calor de los incendios forestales, la cantidad de luz solar, de nutrientes del suelo y de precipitaciones. También desempeñan un papel importante los organismos causantes de enfermedades, los herbívoros y las variables estacionales.

El tamaño de cualquier población aumentará si su tasa de reproducción (el ritmo al cual los nuevos individuos se añaden a una población mediante reproducción) es mayor que su índice de mortalidad. En un medio hipotéticamente ideal, con recursos ilimitados, las poblaciones se expanden con rapidez, mostrando lo que se conoce como *crecimiento exponencial* (Figura 25.4). La tasa de crecimiento de una población en las condiciones descritas, indicado como $r_{máx}$, es el ritmo máximo de crecimiento que una especie es fisiológicamente capaz de experimentar.

Sin embargo, en cualquier medio real, los recursos son limitados. Según crecen las poblaciones, la proporción de recursos disponibles para cada individuo es cada vez menor y, como consecuencia, el crecimiento poblacional se ralentiza. Un crecimiento en dichas condiciones se denomina *crecimiento logístico o dependiente de la densidad* (Figura 25.4).

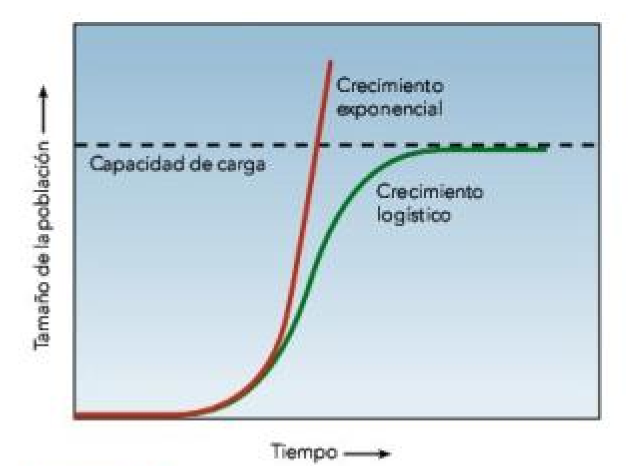



**Figura 25.4.** **Crecimiento de población exponencial y logístico.**

Una población presenta crecimiento exponencial cuando los recursos son ilimitados. En medios con recursos limitados, el crecimiento es logístico: se ralentiza a medida que la población se acerca a la capacidad de carga del medio.

Volvamos al ejemplo de los pinos torcidos: la sombra que generan los pinos maduros ralentiza el crecimiento poblacional, porque las plántulas de esta especie tienen dificultades para crecer a la sombra. La luz se convierte en un recurso limitante, y la creciente densidad de población reduce el ritmo de crecimiento de la misma. En cierto punto, la población alcanza el tamaño máximo que los recursos del medio pueden soportar, y el crecimiento poblacional se detiene. Este tamaño se conoce como **capacidad de carga** del medio y se representa con la letra *K*.

Al ir alcanzando la capacidad de carga, el tamaño de algunas poblaciones oscila en torno a este valor. Es frecuente que haya varias especies implicadas en estas oscilaciones. Por ejemplo, la Figura 25.5 muestra que las oscilaciones de la población de liebres americanas (*Lepus americanus*) están relacionadas con los cambios en la abundancia de su principal alimento en invierno, las ramillas (ramiza), y en su mayor depredador, el lince canadiense (*Lynx canadensis*). Cuando las ramillas son abundantes, la población de liebres aumenta tras un lapso de un año. Después de otro año, la población de linces aumenta. Un incremento en la población de liebres reduce sus recursos alimenticios y, como la vegetación es cada vez más escasa, las liebres generan menos descendencia y tienen más probabilidades de morir de hambre o de ser devoradas por un depredador, causando así una merma en la población de liebres. Esto permite que la vegetación se recupere, lo que a su vez proporciona alimento a un mayor número de liebres.

## El crecimiento de una población vegetal depende de sus patrones de reproducción

La selección natural favorece a distintos patrones de reproducción bajo distintas condiciones medioambientales y diversos tamaños de población. En medios donde los individuos se enfrentan a escasa competencia y el tamaño de la población está muy por debajo de la capacidad de carga, la selección favorece los rasgos que dan lugar a una reproducción rápida (una $r_{máx}$ elevada). Estos caracteres incluyen la maduración rápida y la producción de abundante descendencia. Por ejemplo, los esporófitos de los helechos producen millones de esporas, de las que sólo unas pocas sobrevivirán para producir gametófitos. A la selección de rasgos que maximizan la tasa de reproducción de las poblaciones en medios poco poblados se le dice **selección-*r***. Otros rasgos característicos de las poblaciones con selección-*r* son una vida de corta duración y a menudo un elevado índice de mortalidad.

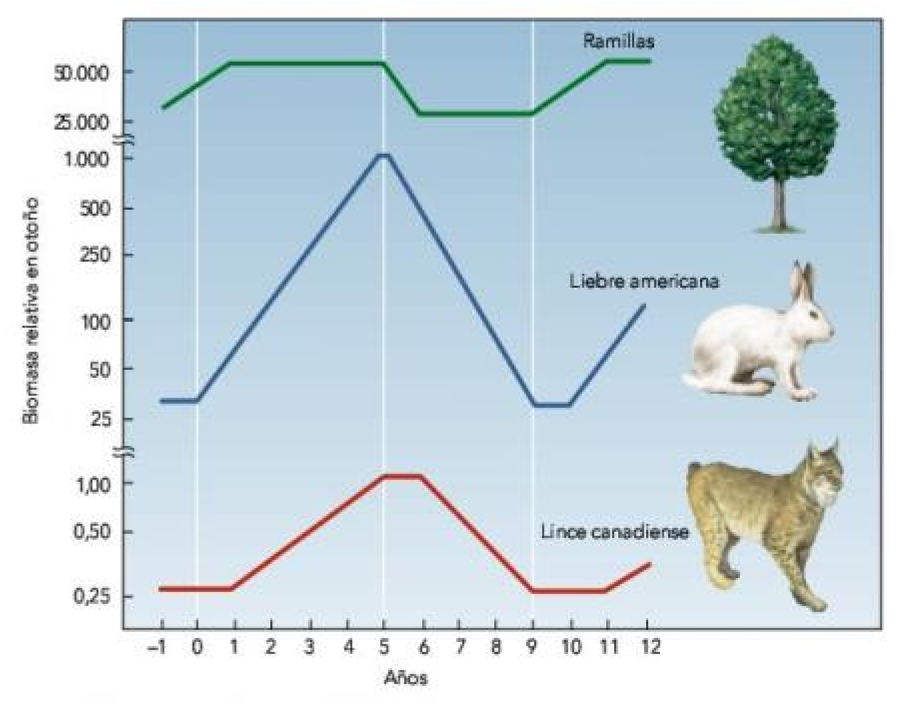



**Figura 25.5. Oscilaciones dependientes en las poblaciones.**
Los aumentos y disminuciones en la población de liebres americanas (medidos según la biomasa relativa) son consecuencia de cambios en el principal suministro de alimento de éstas en invierno, las ramillas. De manera similar, los cambios en la población de linces son paralelos a los cambios en la población de liebres.

En las poblaciones cercanas a la capacidad de carga, la selección natural favorece los rasgos que permiten a los individuos competir con éxito por los recursos, así como emplear dichos recursos de manera eficaz. La selección bajo estas condiciones se conoce como **selección-*K*** o selección dependiente de la densidad. Las poblaciones con selección-*K* producen poca descendencia y han desarrollado una serie de adaptaciones que aumentan las posibilidades de que cada uno de los descendientes sobreviva. Por ejemplo, los cocoteros producen anualmente sólo una pequeña cantidad de semillas, y el fruto que lleva cada semilla contiene una gran cantidad de endospermo, que alimenta tanto al embrión como a la plántula. La Tabla 25.1 compara algunas de las características de las poblaciones con selección-*r* y con selección-*K*.

**Tabla 25.1 Características de poblaciones con selección-*r* y selección-*K***

| Característica | Poblaciones con selección-*r* | Poblaciones con selección-*K* |
|---|---|---|
| Tiempo de maduración | Corto | Largo |
| Primera reproducción | Pronto | Tarde |
| Descendencia por reproducción | Mucha | Poca |
| Número de reproducciones en una vida | A veces sólo una | A menudo varias |
| Tamaño de la descendencia o de las semillas | Pequeñas | Grandes |
| Índice de mortalidad | A menudo alto | Normalmente bajo |
| Duración de vida | Corta | Larga |

*Fuente:* Adaptado de E. R. Pianka, *Evolutionary Ecology*, 4.ª ed. Nueva York: Harper & Row, 1987.

Las plantas también se diferencian en la frecuencia de reproducción y en la edad con que comienzan ésta. Muchas plantas se reproducen todos los años de sus vidas desde el primer año. Otras, entre los que se incluyen muchos árboles, se reproducen también todos los años, pero sólo a partir de unos ciertos años de vida. Y otros, como la pita *(Agave* o*Yucca)* presentan una reproducción «terminal», es decir, florecen una sola vez después de sus muchos años de vida y mueren después del ciclo reproductor.

El número y tamaño de las semillas que produce una planta, varía en función de las condiciones ambientales. Las plantas que colonizan medios muy separados producen a menudo un gran número de pequeñas semillas que se dispersan fácilmente con el viento, la mayoría de las cuales no sobreviven. Las plantas que se localizan en medios estables con buenas condiciones para el crecimiento suelen producir semillas más grandes, con una mayor tasa de supervivencia. Algunas plantas producen dos tamaños diferentes de semillas en cada individuo. Por ejemplo, en la margarita *Xylorhiza tortifolia*, las semillas externas se dispersan cerca del vegetal, mientras que las internas, que suelen poseer un vilano que puede llevarse el viento, se dispersan más lejos. Las semillas que caen cerca del vegetal progenitor suelen permanecer latentes, mientras que aquellas que caen lejos germinan de inmediato. La verónica (*Veronica peregrina*) produce un número pequeño de pesadas semillas en medios húmedos (Figura 25.6). Cuando las condiciones son más secas y la verónica se ve obligada a competir con las gramíneas por el espacio, suele alcanzar una mayor altura y producir semillas más ligeras que llegan más lejos de la planta progenitora.

Es importante comprender que las plantas no perciben que deben producir semillas más ligeras que puedan alcanzar un medio adecuado para la germinación. Las poblaciones vegetales existentes simplemente poseen rasgos de producción y dispersión de semillas, que se han visto favorecidos por la selección natural a lo largo de muchas generaciones. Los rasgos alternativos que se han demostrado menos efectivos no se representan en la población.

Como ya sabemos, algunas Angiospermas producen flores que contienen las partes reproductoras de ambos sexos, mientras que otras producen por separado flores masculinas y flores femeninas, que pueden hallarse en el mismo individuo o en distintos. Al menos una Angiosperma, el arísaro (*Arisaema triphyllum*) puede cambiar de sexo conforme cambia su tamaño. Como los arísaros no son leñosos, su tamaño puede fluctuar de un año a otro, en función de las condiciones de crecimiento. Las plantas más pequeñas son masculinas, y las grandes, femeninas. La relación entre tamaño y sexo es adaptativa, pues se necesita más energía para producir semillas y frutos que para producir polen, además de que las plantas de mayor tamaño cuentan con mayores reservas energéticas.

Los animales han desarrollado elaborados mecanismos fisiológicos y de conducta que ayudan a los individuos a seleccionar a sus parejas. Evidentemente, los vegetales suelen estar enraizados en el suelo, y los gametos masculinos, que se desarrollan a partir de granos de polen, se trasfieren indirectamente desde un vegetal a otro. El estigma de una flor puede recibir polen de numerosos individuos, algunos de los cuales pueden ser de diferentes especies. Como estudiamos en el Capítulo 15, el medio químico del estigma determina qué granos de polen germinan y cuáles no. Frecuentemente, las plantas presentan genes de incompatibilidad polínica que impiden que algunos granos de polen germinen.

Muchas plantas, incluyendo la mayoría de las Coníferas, se polinizan gracias al viento. Algunas Coníferas liberan polen únicamente cuando las piñas femeninas de la misma especie están receptivas. Muchas plantas con flores dependen de los insectos, murciélagos o aves para poder transferir el polen de un individuo a otro. La relación entre determinadas plantas y animales polinizadores suele ser bastante específica, y algunas plantas, como la palma del viajero que vimos en el Capítulo 5, son polinizadas por





**Figura 25.6.** Verónica (*Veronica peregrina*).

Esta especie produce ejemplares de poca altura, con semillas pesadas, y ejemplares de mayor altura con semillas ligeras. Ambos tipos se producen de manera aleatoria, pero determinados medios pueden favorecer a uno o al otro.



una única especie animal. El inconveniente que comporta esta relación es que la supervivencia de la especie vegetal depende de la del polinizador. La ventaja es que las flores reciben gran atención de una especie polinizadora y mucho menos polen de otras especies, por lo que los estigmas están expuestos a una mayor proporción de polen que puede germinar.

### Repaso de la sección

1. **¿Por qué es más complicado calcular el tamaño de una población de álamos temblones que de ciervos?**
2. **Explica las diferencias entre una curva de supervivencia del tipo I y otra del tipo II.**
3. **Define el concepto de *capacidad de carga*.**
4. **¿Cuál es la principal diferencia entre selección-*r* y selección-*K*?**

## Interacciones entre organismos en un ecosistema

Las plantas no son ermitañas. Conviven con otros organismos e interactúan con ellos de diversas maneras. Las posibilidades de supervivencia de un vegetal se ven afectadas por estas interacciones, que han tomado forma con la evolución. Por ejemplo, muchas plantas producen alcaloides y otros compuestos de sabor amargo, o incluso venenosos, para los herbívoros. Con frecuencia, estos compuestos aparecen en tricomas o pelos foliares, que son la primera parte del vegetal que consume un herbívoro. Algunos insectos herbívoros han desarrollado una resistencia a estos compuestos, mientras que otros han desarrollado una conducta evasiva ante las plantas que los producen. En cada nivel, las mutaciones aleatorias han dado lugar a un mayor vigor adaptativo en los organismos que las presentan.

### El comensalismo y el mutualismo son interacciones en las que al menos una de las especies resulta beneficiada

En ocasiones, los vegetales y otros organismos interaccionan entre sí de manera que una de las especies o incluso las dos se ven beneficiadas. El **comensalismo** es una interacción entre dos especies en la que una de ellas se beneficia, mientras que la otra no se ve afectada. Un vegetal epífito que habite en la copa de un árbol de una selva es un ejemplo de comensalismo. El epífito se beneficia enormemente, pero el árbol no se ve ni beneficiado ni perjudicado (salvo que el epífito crezca tanto que su peso provoque que las ramas se rompan). Otro ejemplo de comensalismo es el cactus saguaro (*Cereus gigantea*), cuyas semillas crecen habitualmente a la sombra de «plantas nodriza», donde la temperatura es más baja y el suelo es más húmedo.

El **mutualismo** es una interacción entre dos especies en la que ambas salen beneficiadas (Capítulo 4). En las plantas con flores, la polinización animal suele ser mutualista. Los polinizadores obtienen néctar y polen como fuente de alimento; el vegetal, por su parte, consigue un medio de transporte para su polen, lo que permite la polinización cruzada. Existen otros dos importantes mutualismos relativos a las plantas que tienen lugar en el suelo. Las bacterias fijadoras de nitrógeno infectan las raíces de algunas plantas, proporcionándoles nitrato, un nutriente básico (Capítulo 10). Las asociaciones micorrícicas entre hongos y raíces vegetales aumentan la capacidad de las plantas de absorber agua y minerales (Capítulo 19). En ambos mutualismos, la parte no fotosintética se beneficia al recibir algunos de los compuestos orgánicos que produce el vegetal (*véase* el cuadro *El fascinante mundo de las plantas* en la página siguiente).

### La conducta predatoria, herbívora y el parasitismo son interacciones en las que al menos una de las especies se ve perjudicada

La explotación tiene lugar cuando dos especies interactúan y una de ellas resulta perjudicada y la otra beneficiada o, al menos, no tan perjudicada como la primera. La explotación engloba la conducta predatoria, herbívora y el parasitismo. En la conducta predatoria, un organismo (el depredador) se alimenta de otro (la presa), a menudo matándolo en el proceso. Las plantas, como cualquier otro organismo, están expuestos al ataque de organismos causantes de enfermedades, como hongos, bacterias y protistas, que suelen ser depredadores por naturaleza. En los Capítulos 17 y 19 se estudiaron las enfermedades específicas de las plantas.

En el caso de la conducta herbívora, un animal se alimenta de plantas, pero normalmente no las mata. Los herbívoros pueden ser generalistas, que se alimentan de varias clases de vegetales, o especialistas, que únicamente se alimentan de un tipo específico de plantas. En el Capítulo 15, estudiamos que algunas plantas, como las gramíneas, han desarrollado un mecanismo de respuesta frente

## EL FASCINANTE MUNDO DE LAS PLANTAS

### Mirmecofilia

Entre numerosos tipos de hormigas y plantas se producen mutualismos. Las plantas se conocen como *mirmecofilas*, del término griego *myrmeko*, que significa «hormiga», y *phyton*, que significa «vegetal». Los mirmecófilos proporcionan alimento o refugio a las hormigas, mientras que éstas protegen los nutrientes de la planta.

Los mirmecófilos incluyen ciertas especies de las acacias *(Acacia)*, de Centroamérica y Sudamérica. Las hojas de estos árboles poseen espinas huecas, en la base de cada una de ellas, habitadas por hormigas mordedoras. Los árboles producen néctar y corpúsculos de Belt ricos en proteínas, que las hormigas consumen. Las hormigas mantienen a los herbívoros alejados de los árboles, y retiran los restos, los hongos y otros vegetales que crezcan en las inmediaciones y puedan dar sombra a *Acacia*. Los servicios que realizan las hormigas son esenciales para la supervivencia de las acacias. Cuando las hormigas que habitan un árbol son envenenadas, el árbol muere.

Los vegetales del género *Myrmecodia* albergan las hormigas en el hipocótilo, o tallo embrionario, que se hincha a medida que las hormigas cavan túneles y cámaras en el interior. En algunas especies, las cámaras son lo suficientemente grandes como para alojar lagartos o ranas. Las hormigas depositan sus desechos en cámaras especializadas, cuyas paredes están recorridas por diminutas protuberancias que absorben los nutrientes de los desechos. Numerosos mirmecófilos crecen como epífitos en lugar de en el suelo. Por ello, suelen carecer del nitrógeno suficiente en ausencia de las hormigas. Las hormigas protegen a los vegetales de los animales herbívoros y, ocasionalmente, desempeñan un papel bastante activo en la eliminación o expulsión de las larvas de insectos.



Espinas y hormigas en una acacia.



Sección de un hipocótilo de *Myrmecodia*.

a los herbívoros, por el cual el meristema apical del vástago, que produce nuevas hojas, se encuentra en la parte inferior de la planta. En esta parte del vegetal, el meristema generalmente evita ser comido y puede regenerar un vegetal fotosintéticamente activo, después de que la parte superior del mismo haya sido consumida. Todos las plantas responden a la pérdida de meristemas apicales mediante la producción de brotes axilares, que hacen que la planta sea más frondosa. Algunos vegetales presentan además pinchos, espinas o púas, que disuaden a muchos herbívoros.

Normalmente, los herbívoros y las plantas que éstos consumen son capaces de coexistir, a pesar del efecto negativo de los herbívoros en las plantas. Es habitual que el número de herbívoros y el de vegetales estén interrelacionados. Recordemos un ejemplo que ya propusimos anteriormente en este capítulo: cuando disminuyen las provisiones de ramillas, se reduce también el número de liebres americanas. La pregunta que se plantean los ecólogos es si el descenso de ramillas se debe a factores abióticos, como la humedad y la temperatura, o a un exceso de liebres. Obviamente, ambos factores podrían influir. Las interacciones que relacionan la biomasa de algas de un río con el número de tricópodos *Helicopsyche borealis* son similares. La introducción de estos tricópodos en un río produce en seguida un descenso drástico en la biomasa de algas, lo que



a su vez provoca una disminución en el número de tricópodos.

En algunas ocasiones, los herbívoros pueden llegar a reducir notablemente las poblaciones vegetales. Por ejemplo, si en una misma zona habitan demasiadas vacas, puede producirse un exceso de pastoreo. Esto sucedió en el sur de Texas, en lo que actualmente se conoce como Parque Nacional Big Bend. Los antiguos ganaderos rebajaron el nivel freático con la irrigación y destruyeron los frágiles pastizales permitiendo el exceso de pastoreo. Los ganaderos calcularon el número de cabezas de ganado por hectárea que los pastizales podían soportar (la capacidad de carga del medio), basándose en lo que había sido posible durante los años en los que la pluviometría era superior a la media.

El parasitismo es una relación en la que un organismo se nutre de otro que permanece vivo. El parasitismo vegetal es relativamente poco frecuente. De las aproximadamente 250.000 especies de plantas con flores, sólo unas 3.000 son parásitos parciales o totales de otras plantas. Las plantas parásitas suelen poseer poca clorofila, o incluso carecer de ella, por lo que no pueden llevar a cabo la fotosíntesis; obtienen los carbohidratos de sus plantas-huésped. Algunas plantas parásitas, como la cuscuta (*Cuscuta salina*) y el muérdago (*Arceuthobium*, *Phoradendron* y otros géneros), forman estructuras especializadas, llamadas *haustorios*, que crecen en los tejidos de las plantas-huésped (Figura 25.7). Otras, como la llamada pipa india (*Moneses uniflora*), absorben carbohidratos de las raíces de otras plantas a través de los hongos micorrícicos.

## Las plantas compiten por los recursos con miembros de su propia especie o de otras

Las plantas que crecen en una misma área compiten por la luz, el agua y los nutrientes minerales. La competencia intraespecífica (la competencia entre individuos de una misma especie) es probablemente más típica cuando aún son plántulas. Este tipo de competencia tiene como resultado lo que se denomina «auto-aclareo». Cientos o incluso miles de plántulas pueden llegar a germinar en una zona que con el tiempo estará ocupada por un único ejemplar. A medida que las plántulas crecen, sobrevivirán las más vigorosas, mientras que las demás morirán. En un bosque, la competencia puede continuar durante años, pues hasta los árboles más grandes compiten por los recursos. Teniendo en cuenta que un árbol grande puede llegar a vivir cientos de años, probablemente sabrá defender mejor su territorio que los animales.

La competencia interespecífica (competencia entre individuos de diferentes especies) puede acabar tanto en la desaparición de una de las especies como en la coexistencia de ambas. El **principio de exclusión competitiva** sostiene que si dos especies habitan en una misma área y compiten exactamente por los mismos recursos, una de las especies acabará por ser eliminada de dicha área. La Figura 25.8 ilustra este principio en el caso de dos especies de diatomeas. Como aprendimos en el Capítulo 18, las diatomeas son algas acuáticas unicelulares que emplean el sílice del agua que las rodea para poder construir sus



(a)



(b)

**Figura 25.7.** Plantas parásitas.

(a) Una cuscuta (*Cuscuta gronovii*) crece en forma de ovillo en una planta-huésped. (b) Un ejemplar de muérdago crece en un pino.

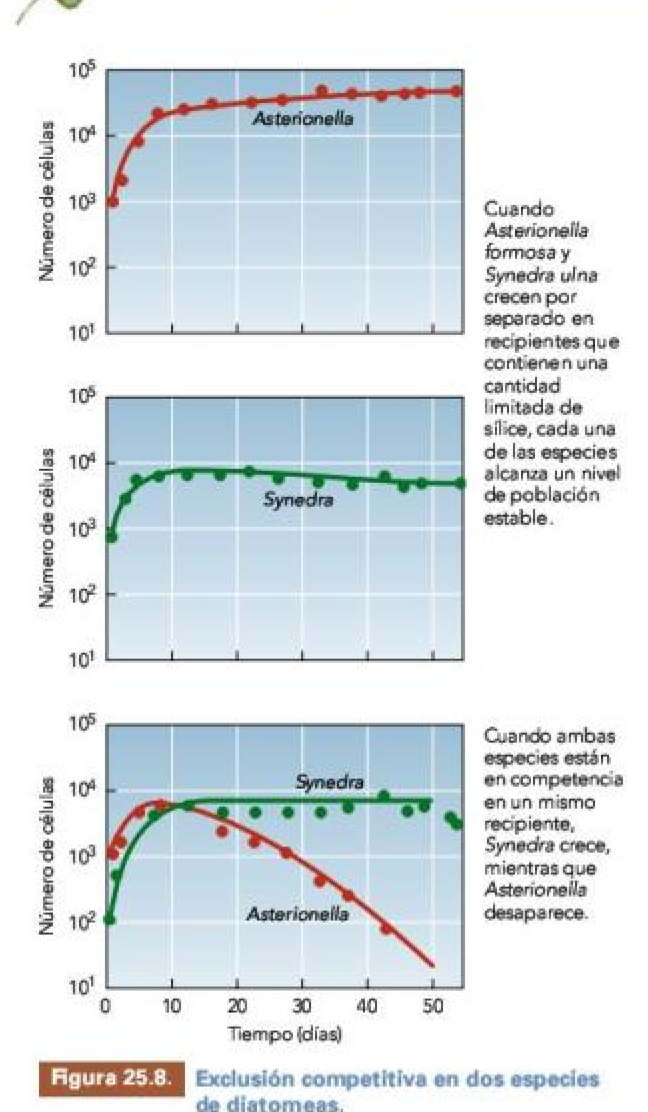



**Figura 25.8.** Exclusión competitiva en dos especies de diatomeas.

paredes celulares o frústulos. Cuando las dos especies se hacen crecer juntas en un recipiente con una cantidad limitada de sílice, sólo una de las dos especies sobrevive.

Existen muchos casos en los que dos o más especies parecen estar empleando los mismos recursos en una misma área, aparentemente desobedeciendo el principio de exclusión competitiva. Sin embargo, un estudio más profundo revelaría que en realidad difieren ligeramente en su uso de los recursos. Por ejemplo, pongamos que el polígono de Pensilvania (*Polygonum pensylvanicum*), la malva india (*Abutilon theophrasti*) y la cola de zorra (*Setaria faberii*) colonizan el suelo de un prado que ha dejado de explotarse. Un examen de su estructura radical demuestra que cada una de las especies obtiene el agua y los nutrientes minerales a diferentes profundidades del suelo.

La competencia por los nutrientes puede explicar que, en varios experimentos, se haya observado cómo desciende el número de especies de un ecosistema con el aumento del suministro de nutrientes. Un estudio en una selva de Ghana, África, descubrió que el número de especies vegetales por hectárea varía entre 2.000 y 100, dependiendo de si la fertilidad del suelo era baja o alta. Entre los años 1856 y 1949, en otro estudio, realizado en la Estación Experimental Rothamsted en Inglaterra, se fertilizó una pradera. Durante dicho período, el número de especies vegetales descendió de 49 a 3. Las investigaciones también han demostrado que, a pesar de que los altos niveles de nutrientes dan lugar a una pequeña cantidad de especies, la productividad de tales especies es elevada. Este aumento en la productividad es fácilmente comprensible, pero el descenso de la diversidad es más complicado de entender. Una hipótesis popular dice que si se reduce o se elimina el factor de la competencia por nutrientes, los vegetales compiten principalmente conforme a su capacidad para utilizar la luz disponible. Las especies más eficientes pasan a ser dominantes.

En ocasiones, la competencia provoca que una o las dos especies competidoras alteren su uso de los recursos o su tolerancia a ciertos factores abióticos. Por ejemplo, el rabanillo o rábano silvestre (*Raphanus raphanistrum*) y la esparcilla (*Spergula arvensis*) presentan prácticamente el mismo rango de pH de suelo óptimo cuando crecen por separado. Sin embargo, cuando compiten entre sí, la esparcilla crece mejor en suelos que presenten el pH más bajo de su rango. Este cambio minimiza la competencia entre las dos especies.

## Repaso de la sección

1. **La interacción entre flores productoras de polen y organismos polinizadores, ¿es un ejemplo de comensalismo o de mutualismo? Justifica tu respuesta.**
2. **¿Cómo obtienen carbohidratos las cuscutas y las pipas indias?**
3. **¿En qué consiste el principio de exclusión competitiva?**

# Comunidades y ecosistemas

Una **comunidad** es un grupo de especies que habitan en una determinada zona. Por ello, las comunidades son los



componentes bióticos de los ecosistemas. Como aprendimos en el Capítulo 24, los ecosistemas pueden ser pequeños (por ejemplo, una charca o una simple roca) o tan grandes como toda la Biosfera. Los ecosistemas más grandes suelen comprender diversas comunidades. La Ecología de comunidades se centra en las interacciones entre los miembros de una comunidad y en cómo esas interacciones influyen en el tipo de especies encontradas, así como en su abundancia y diversidad.

## Las comunidades pueden caracterizarse por las especies que las componen y por la distribución vertical y horizontal de éstas

Una comunidad suele estar caracterizada por una o varias **especies dominantes**, que son aquellas que cuentan con un mayor número de individuos, una mayor biomasa u otros indicadores de importancia dentro de la comunidad. Por ejemplo, en los bosques montañosos de Colorado, el pino ponderosa es la especie dominante en ciertas elevaciones.

Asimismo, muchas comunidades frecuentemente cuenta con una **especie clave**, que tiene un efecto considerable en la estructura de la comunidad, a pesar de que la especie en sí pueda no ser especialmente abundante (*véase* el cuadro *Biología de la conservación* en la página siguiente). Si se retira la especie clave de una comunidad, pueden darse cambios substanciales en ella. En las comunidades de pinos ponderosa, las gramíneas predominantes pueden ser consideradas especies clave. La eliminación de dichas gramíneas reduciría la población de herbívoros grandes y pequeños, lo que produciría a su vez una reducción de las reservas alimenticias para los carnívoros.

Las comunidades vegetales disponen además de una estructura física determinante que suele estar basada fundamentalmente en el tipo de plantas y en su altura. La acodadura vertical es característica de muchas comunidades forestales (Capítulo 24). En un bosque, el primer nivel vegetal comienza en el suelo con las gramíneas y las hierbas de corta vida. Los arbustos persistentes componen un segundo estrato, especialmente en zonas bien iluminadas. Los brinzales y los árboles del subsuelo y la cubierta son estratos adicionales más elevados. En algunos bosques, los árboles soportan varios estratos de vegetales epífitos, cuya cantidad depende de la cantidad de luz y de precipitaciones. Con frecuencia, los árboles también determinan el número de estratos verticales que ocupan los animales. Por ejemplo, en un famoso estudio realizado en Maine, en la década de 1950, en Mount Desert Island, Robert McArthur descubrió que cada una de las diversas especies de curruca buscaba sus insectos en diferentes estratos verticales de piceas.

Los patrones horizontales también son frecuentes en una comunidad. Si caminamos por un campo, encontraremos secciones integradas por diferentes tipos de plantas. En los bosques, los claros en la cubierta forestal permiten que se establezcan distintas especies de plantas de poca talla. Los incendios periódicos y otras perturbaciones suelen afectar profundamente a las pautas horizontales, al menos a corto plazo.

Las necesidades y los hábitos de las plantas individuales pueden llegar a afectar a la estructura de una comunidad. Ya hemos visto en este capítulo que los arbustos de creosota presentan una distribución por agregados, cuando son plántulas, y una distribución uniforme, cuando ya son pies maduros. En ocasiones, los arbustos individuales de creosota se reproducen vegetativamente alrededor de la zona externa del vegetal. Con el tiempo, este tipo de reproducción puede generar un anillo de arbustos genéticamente idénticos. Si nos encontrásemos un anillo de estas características en una de las comunidades desérticas donde habita el arbusto de creosota, nos parecería una anomalía en la distribución uniforme del vegetal. Aunque la reproducción vegetativa puede explicar semejante modelo, la pregunta para los ecólogos sigue en pie: ¿por qué algunos vegetales forman anillos mientras que la mayoría no lo hace? Quizás el mecanismo de dispersión de las semillas da lugar a un anillo de plantas hijo, alrededor de la planta madre, o tal vez un factor abiótico como la humedad o la fertilidad del suelo, se ve alterado en la región del anillo. Por ejemplo, los micelios de un hongo basidiomiceto pueden alterar la fertilidad del suelo en el margen del crecimiento micélico, donde se forma un círculo de setas denominado corro de brujas (Capítulo 19).

Las características de una población influyen en la estructura de la comunidad. Tomemos de nuevo el ejemplo del pino torcido. En caso de incendio, el calor del fuego provoca que las piñas maduras liberen sus semillas. Además, el incendio despeja una zona del pinar donde las semillas pueden germinar, y las plántulas, que necesitan luz solar directa, pueden crecer con éxito. Un bosque maduro de pinos torcidos produce sombras cerradas que evitan que las nuevas plántulas de esta especie se puedan establecer con éxito. El bosque maduro puede sobrevivir durante años, o también puede que plántulas de especies tolerantes a la sombra crezcan y con el tiempo ensombrezcan y eliminen a los pinos torcidos. Asimismo, el fuego, el vien-

## BIOLOGÍA DE LA CONSERVACIÓN

### Higueras en el bosque

Las 2.000 especies de árboles, arbustos y trepadoras del género *Ficus* se conocen comúnmente como *higueras*. Las higueras son especialmente abundantes en los bosques tropicales, donde pueden encontrarse varias especies en pocos metros cuadrados. En muchas comunidades de bosques tropicales, las higueras son la especie clave. Con su desaparición, se perdería una importante fuente de alimento, y otras especies vegetales asumirían una dominancia creciente en el bosque.

Las higueras participan en numerosos e interesantes mutualismos que estimulan la polinización y la dispersión de semillas. Los higos comienzan como una inflorescencia, conocida como *sicono*, en la que las diminutas flores femeninas y masculinas permanecen en el interior del receptáculo. Las avispas hembra, atraídas por el olor del higo, polinizan las flores. Se introducen a través de una abertura en el sicono y, durante este proceso, suelen perder las alas y las antenas. En el interior, las avispas depositan huevos en algunas de las flores, que se convierten en una agalla hinchada que proporciona alimento a las avispas jóvenes que salen de los huevos. La descendencia de las avispas completa su desarrollo y se aparea dentro del sicono. Poco tiempo después, los machos mueren, pero las hembras abandonan el sicono, llevándose consigo polen a otra higuera.

Los frutos de la higuera, con un tamaño comprendido entre un guisante y una manzana, son un alimento para muchos animales de bosques tropicales, entre los que se incluyen peces, aves, monos, cerdos, ciervos, roedores y murciélagos. Como los murciélagos suelen recorrer grandes áreas del bosque en busca de alimento, esparcen las semillas de los higos por todo su recorrido, con lo que ayudan a la expansión de los bosques tropicales.

La higuera estranguladora (*Ficus leprieurii*) ha desarrollado una historia vital que le permite competir por la luz de manera eficaz, un factor determinante en el crecimiento de las plantas en un bosque. Las semillas de los higos caen con los excrementos de los animales en las ramas de los árboles, en lo alto de la cubierta. Después de la germinación, la higuera crece como un epífito y obtiene nutrientes de restos de las hojas y de otros desechos que se acumulan en las ramas. La higuera comienza entonces a extender finas raíces que envuelven el tronco del árbol-huésped. Al llegar al suelo, las raíces obtienen nutrientes adicionales, lo que hace que éstas se ensanchen y que el meristema apical del vástago comience a crecer más rápido. La higuera empieza entonces a competir con el árbol-huésped por la luz y los nutrientes del suelo, al tiempo que las anchas raíces de la higuera impiden que el árbol-huésped crezca en grosor, literalmente, estrangulándolo. Con el tiempo, el árbol-huésped muere y la higuera permanece en su lugar. Las higueras estranguladoras muy viejas se sostienen sobre redes huecas de raíces.



Una higuera estranguladora, *Ficus leprieurii*.

to o las enfermedades pueden generar claros en el pinar. Algunos de éstos pueden ser tapizados por plántulas de pinos torcidos, mientras que otros pueden ser ocupados por álamos temblones (*Populus tremuloides*), que también necesitan luz solar directa. Un ecólogo podría querer averiguar por qué algunos claros están ocupados por pinos y otros por álamos temblones. Una hipótesis podría ser que únicamente los claros surgidos a causa de incendios se




repueblan con pinos, pero que otros factores abióticos, como el tipo y la profundidad del suelo o la disponibilidad de agua, podrían también tener algo que ver.

Los factores abióticos son los principales determinantes de la estructura de una comunidad. Por ejemplo, los bosques tropicales, comparados con los bosques templados de hoja caduca, reciben más precipitaciones y una luz solar más intensa, y crecen en suelos más pobres. Todos estos factores influyen a la hora de determinar la estructura de la cubierta y la diversidad de especies características de cada bosque. El dosel de un bosque de hoja caduca del este de Norteamérica cambia con las estaciones y presenta dos estratos básicos: árboles de copa alta (como el tulípero de Virginia, *Liriodendron tulipifera*) y sotobosque (que incluye árboles como los cornejos, *Cornus* spp., y arbustos altos). En contrapartida, la cubierta de un bosque tropical es relativamente constante a lo largo del año, es más compleja y presenta multitud de estratos. En los bosques tropicales también se dan muchas más especies de árboles, otros vegetales y animales.

## A menudo, los medios aparentemente uniformes incluyen diferentes microhábitat

Según se avanza por un ecosistema, no es sorprendente encontrarnos con un número de comunidades diferentes. Por ejemplo, un desierto presenta regiones secas y oasis ocasionales, o zonas húmedas donde el nivel freático está muy cerca de la superficie. Si un río fluye por un desierto, a su curso se asociarán diferentes vegetales y, animales aunque sólo fluya ocasionalmente. Otro ejemplo son las praderas que presentan afloramientos rocosos, que sustentan tipos de vegetación más tolerantes a la sequía, así como grupos de árboles o arbustos en barrancos, donde hay más agua.

Los ecosistemas también comprenden vastas regiones donde el medio físico parece bastante uniforme. Durante muchos años, para los ecólogos fue complicado llegar a explicar cómo estos medios podían albergar tantas especies. Por ejemplo, algunas zonas de lo que parece ser una selva uniforme cuentan con más de 250 especies de árboles por hectárea. Si tenemos en cuenta la competencia por los recursos limitados, característica en las especies y entre ellas, ¿cómo pueden coexistir tantas especies en un medio aparentemente uniforme? La respuesta es que los ecosistemas aparentemente uniformes son más complejos de lo que en un principio parecen. Como resultado, las especies que en un principio parecían estar en competencia directa, en realidad, no lo están, idea que apoyan varias líneas de investigación.

Por ejemplo, los océanos y los lagos se consideraban originalmente medios homogéneos en los que los nutrientes estaban uniformemente distribuidos. Sin embargo, como consecuencia del viento, de las corrientes y de las diferencias de temperatura, los niveles de nutrientes varían considerablemente en diferentes partes de los océanos y de los lagos. La Figura 25.9 muestra la concentración de sílice en las aguas superficiales del *Lago Pyramid*, en Nevada. Las diferencias en la concentración de sílice afectan a la distribución de las diatomeas de agua dulce (*Asterionella* y *Cyclotella*) en el lago. *Asterionella* es dominante en las zonas en que la concentración de sílice es alta, y *Cyclotella*, donde dicha concentración es baja. Por ello, un lago como el Pyramid puede presentar varios medios diferentes en función del nivel de un único nutriente.

Los medios terrestres son aún más complejos, especialmente en relación con la distribución de nutrientes y a la humedad del suelo. Esta complejidad crea una variedad de microhábitat que otorgan una ventaja competitiva a especies concretas. Por ejemplo, dos especies de *Galium* (una

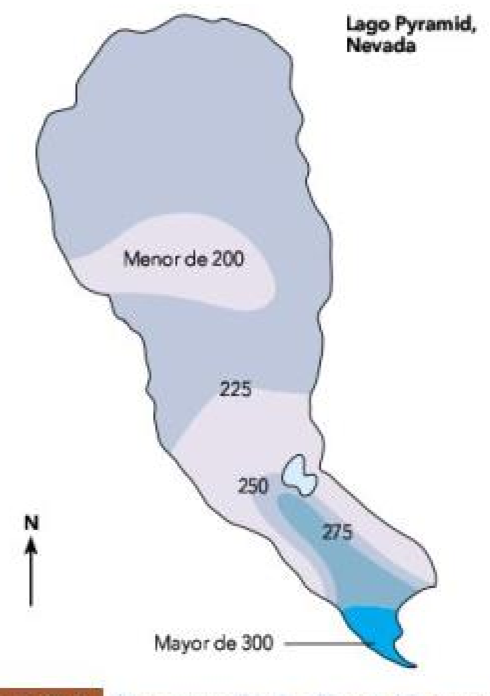



**Figura 25.9.** **Concentración de sílice en las aguas superficiales del Lago Pyramid, Nevada.**

La concentración (en µg/L) es mayor en el extremo sur del lago, donde el río Truckee se incorpora a él.

planta herbácea pratense) crecen mejor en tipos de suelo muy diferentes: *G. sylvestre*, en suelos alcalinos, y *G. saxatile*, en suelos ácidos. En algunos puntos, los dos tipos de suelo se pueden encontrar como segmentos de la misma área general.

Cuando hablamos de las variaciones en la temperatura, en los niveles de nutrientes, en el pH o en otros factores medioambientales que puedan favorecer a una especie frente a otra, estamos hablando de diferentes nichos. Un **nicho**, como en 1959 definió formalmente el ecólogo de *Yale*, G. E. Hutchinson, es la combinación de todas las variables físicas y biológicas que influyen en el éxito de un organismo. El nicho de un vegetal incluye normalmente variables como la variación de temperatura, el nivel de humedad, el tipo de suelo y la variación estacional. Por ejemplo, el nicho de un pino torcido incluye insolación total, temperaturas relativamente bajas, condiciones de bosque semiseco y un suelo bien drenado y rocoso. Podríamos añadir otras condiciones para definir más detalladamente el nicho de estos árboles, como, por ejemplo, niveles óptimos de determinados nutrientes. Un nicho también comprende el **hábitat** de un organismo, el lugar donde éste vive. Los musgos se dan en hábitat húmedos y oscuros, mientras que los girasoles prefieren hábitat soleados y secos.

Los nichos se diferencian conforme a características bióticas y abióticas particulares. Podríamos pensar en cada característica como un punto en un eje. Por ejemplo, un eje puede representar una pluviometría alta o baja, y un segundo eje, un nivel de nitrógeno alto o bajo. El nicho de cada especie consta de una colección única de puntos de eje. Si tenemos en cuenta el número de factores bióticos y abióticos de cualquier ecosistema, no es sorprendente que existan varios nichos diferentes incluso en ecosistemas aparentemente uniformes. Esta variación parece explicar el sorprendente gran número de especies encontradas en muchos ecosistemas. A menudo, una diferencia en un único factor clave, como la concentración de sílice en las diatomeas o la de pH del suelo en *Galium*, es suficiente para situar en nichos diferentes a dos especies que en otras circunstancias serían coincidentes.

## Un nivel moderado de perturbaciones puede incrementar el número de especies de un ecosistema

Generalmente, el número de especies disminuye con la elevación y con la distancia al ecuador (Capítulo 24). Esto parece implicar que los climas cálidos con menor variación estacional fomentan la diversidad de especies. Por otra parte, en una región determinada, las perturbaciones moderadas aumentan el número de especies. Esto sucede probablemente porque las perturbaciones crean nuevos microhábitat que pueden sustentar especies adicionales. Un buen ejemplo lo encontramos en las colonias de perritos de la pradera (Figura 25.10). Las regiones «perturbadas» por estas colonias presentan zonas peladas, pilas de basura y áreas donde los animales se han comido algunas especies vegetales. Cada una de estas áreas acoge una comunidad vegetal diferente, incluyendo las gramíneas en las






**Figura 25.10.** **Efecto de una perturbación moderada en la diversidad de especies.**
Las colonias de perritos de la pradera alteran las praderas, creando nuevos microhábitat donde pueden crecer plantas bajas, arbustos y gramíneas.

zonas cercanas no perturbadas, la vegetación baja (hierbas que no son gramíneas) y los arbustos.

## La sucesión ecológica describe la variación en las comunidades a lo largo del tiempo

Muchos ecosistemas experimentan un cambio gradual en las comunidades que mantienen. Este cambio se denomina **sucesión ecológica.** Con frecuencia, la sucesión ecológica sucede a algún tipo de perturbación que elimina las especies de un ecosistema o que crea un nuevo ambiente disponible para la colonización de organismos. Los ecólogos distinguen entre dos tipos de sucesión: primaria y secundaria.

**La sucesión primaria** describe cambios en las comunidades a lo largo del tiempo, en zonas que inicialmente están desprovistas de prácticamente cualquier tipo de vida y donde el suelo todavía no se ha formado. Por ejemplo, cuando un glaciar se retira, deja tras de sí morrenas (largas cadenas de rocas depositadas por el glaciar) que no contienen organismos, a excepción de algunas bacterias. La sucesión primaria puede darse también después de erupciones volcánicas en las que la lava o cualquier otro material expulsado cree una nueva isla, en el caso del mar, o sepulte el área o terreno circundante, en el caso de la tierra firme (*véase* el cuadro *Evolución* en esta página).

La sucesión primaria suele comenzar con líquenes (Capítulo 19) y musgos (Capítulo 20), que pueden emprender una existencia exitosa en rocas desnudas. Los líquenes segregan sustancias ácidas que rompen la roca. El agua se introduce en las pequeñas grietas y se expande cuando hiela, rompiendo así la roca y proporcionando al musgo lugares donde poder crecer. A su vez, el musgo se expande o contrae según el agua que contenga. Estos procesos van formando gradualmente pequeñas bolsas de suelo, donde pueden germinar las semillas de pequeñas hierbas y arbustos. Con el tiempo, la acumulación de materia orgánica en bolsas más grandes permite que los árboles se establezcan. Habitualmente, las raíces de los árboles sirven de motor principal en la ruptura de más rocas. Pero, en muchos casos, la sucesión no sigue estrictamente este modelo. Como la sucesión primaria puede comenzar en distintos substratos (rocas expuestas, esteros, bancos de arena, morrenas glaciares y lava), la progresión de los organismos puede ser diferente incluso dentro del mismo ecosistema. Sin embargo, a la larga, una sucesión prima-

EVOLUCIÓN

### La sucesión primaria tras una erupción volcánica

El 18 de mayo de 1980 comenzó como un día tranquilo en el sureste del Estado de Washington. De pronto, a las 8:32 de la mañana, la parte superior y uno de los lados del Monte St. Helens explotaron a consecuencia de una enorme erupción volcánica. El suelo tembló con la fuerza de un terremoto de magnitud 5,1, y el cielo se llenó de nubes de humo y ceniza. La erupción devastó más de 500 km$^2$ de bosque de Coníferas sano y dejó, en su lugar una yerma extensión cubierta de ceniza y escombros.

La reinvasión de vida en el Monte St. Helens ha sido rápida porque las áreas circundantes han provisto de semillas y porque, dentro de la zona devastada, sobrevivieron algunos fragmentos de vegetación. Los primeros vegetales que llegaron a este enclave fueron especies pioneras, plantas que crecen, se reproducen y se dispersan rápido. Uno de los primeros habitantes, el laurel de San Antonio (*Epilobium*), se adapta bien al crecimiento en medios perturbados y soleados. El vegetal debe su nombre en inglés (*fireweed*, que significa algo así como «hierba del fuego») al hecho de encontrarse entre los primeros colonizadores que crecen después de un incendio forestal. Las siguientes etapas en sucesión en el Monte St. Helens engloban el establecimiento de otras plantas anuales, hierbas y gramíneas perennes, arbustos, pinos, otros árboles de madera blanda y, con el tiempo, árboles de madera dura. Algunos de estos vegetales ya han aparecido, pero el proceso entero probablemente tarde cientos de años.



Monte St. Helens.

ria puede dar lugar a la formación de una **comunidad clímax**, una comunidad que permanecerá relativamente estable a no ser que se vea afectada por otra perturbación. La construcción de una comunidad clímax mediante sucesión primaria puede necesitar de cientos o incluso miles de años (Tabla 25.2).

Un claro ejemplo de sucesión primaria lo encontramos en *Glacier Bay*, en Alaska (Figura 25.11). Cuando el Capitán George Vancouver visitó esta zona en el año 1794, no había bahía sino más bien una capa gruesa de hielo que terminaba en el océano. Hacia 1879, John Muir encontró mar abierto en *Glacier Bay*, y calculó que los glaciares se habían retirado entre 30 y 40 kilómetros desde la visita de Vancouver. El terreno expuesto entre la bahía y el glaciar estaba cubierto de plantas, pero no había ningún árbol. Desde la visita de Muir, los científicos han documentado la retirada continua de los glaciares y el progreso de la sucesión primaria en la región. Sus estudios han revelado que la sucesión en las orillas de la bahía se produce en varias etapas:

- Según se retira, el glaciar deja tras de sí una variedad de microhábitat, que albergan una gran cantidad de pequeñas comunidades pioneras durante los primeros 20 años. Entre las plantas prominentes se encuentran el equiseto o cola de caballo *(Equisetum varietaum)*, el epilobio *(Epilobium latifolium)*, el sauce *(Salix)*, el chopo de Virginia *(Populus balsamifera)*, la gariofilea de la montaña *(Dryas drummondii)* y la picea de sitka *(Picea sitchensis)*.
- A los 30 años, aparece una segunda comunidad en la que las plantas principales son matas del género *Dryas*, incluidas las gariofileas montañosas. Todavía aparecen otros vegetales de la comunidad pionera entre las alfombras producida por los arbustos.
- A los 40 años, dominan los arbustos más grandes, en particular el aliso (*Alnus*). *Populus* y *Picea* son también miembros destacados de la comunidad.
- A los 75 años, una comunidad forestal, compuesta principalmente por *Picea* y por dos especies de tsuga (*Tsuga*), ha pasado a ser dominante. El sotobosque consta de musgos, hierbas y plántulas de otros árboles. Estas especies formarán una comunidad clímax en algún momento entre los 100 y los 200 años posteriores a la retirada del glaciar. Las áreas inferiores de los alrededores siguen una ruta de sucesión diferente y terminan formando una comunidad clímax, denominada *muskeg*, compuesta por la alternancia de turberas y prados.
- Entre 250 y 1.500 años después de la retirada del glaciar, el número de especies aumenta gradualmente. Este aumento, característico de una sucesión primaria, puede verse en *Glacier Bay* al estudiar un cierto número de parajes alrededor de la bahía.

**Tabla 25.2 Tiempo de formación de diversas comunidades clímax**

| Comunidad clímax | Condiciones iniciales | Años hasta el clímax |
|---|---|---|
| Selva | Lava fresca en Hawai | 400 |
| Bosque de pinos bajos | Granito desnudo en Georgia | 700 |
| Bosque de píceas y tsugas | Sedimentos de terraza fluvial en Washington | 750 |
| Bosque de hoja caduca | Dunas de arena en Michigan | 1.000 |
| Vegetación desértica baja de *Artemisia tridentata-Purshia tridentata* | Dunas interiores en Idaho | 1.000-4.000 |
| Tundra de musgo-abedules-pajonal | Morrenas glaciares en Alaska | 5.000 |

Los modelos que explican la sucesión primaria difieren en la siguiente cuestión: ¿las especies pioneras en la sucesión preparan el camino para las especies posteriores o, por el contrario, impiden su establecimiento? Los investigadores han aportado pruebas que demuestran la veracidad de ambas posibilidades. En cierto modo, las plantas que participan en la sucesión representan a las especies que estuvieron disponibles para colonizar el área. En cada una de las etapas de la sucesión existe competencia entre las especies que están presentes y que, por tanto, son aptas para dominar la región.

**La sucesión secundaria** tiene lugar allí donde una comunidad ha desaparecido como consecuencia de una perturbación, siempre que el suelo permanezca intacto. Por ejemplo, si se ha recogido una cosecha en un campo y no se ha vuelto a cultivar, o si un bosque se ha talado y no se replanta, una serie de comunidades vegetales y animales irán ocupando el terreno con el paso del tiempo. Aunque, con frecuencia, la sucesión secundaria sucede a una actividad humana, también puede darse tras el brote de una enfermedad, una tormenta de viento, un incendio, una inundación leve o una perturbación climática, como El Niño, que produzca variaciones en la composición de las especies de una comunidad.

La sucesión secundaria es habitualmente más rápida que la primaria. Por ejemplo, consideremos el cambio en la composición por especies de los bosques caducifolios del este de EE. UU. causado por la roya del castaño (Capí-

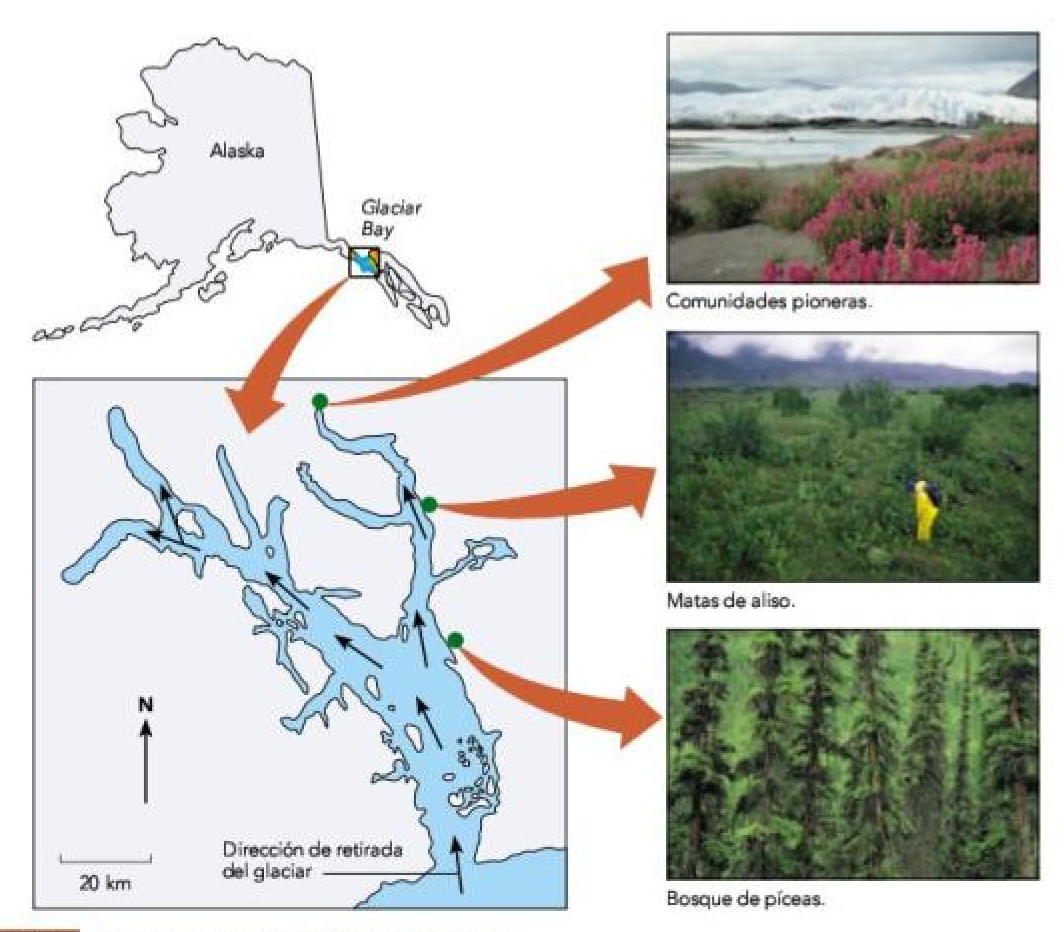



**Figura 25.11. Sucesión primaria en *Glacier Bay*, Alaska.**

Los glaciares que se retiran dejan tras de sí morrenas áridas, que sustentan una sucesión de comunidades vegetales. Unos 40 años después de que la morrena se vea expuesta, los alisos y otros arbustos son dominantes. Aproximadamente otros 35 años después, ya se ha establecido un bosque de abetos.

tulo 19). En el siglo XVIII, los castaños americanos (*Castanea dentata*) representaban como mínimo un 25% de los bosques existentes desde Maine hasta Mississippi. Hacia el año 1900, el hongo responsable de la roya del castaño (*Cryphonectria parasitica*) se introdujo en EE. UU., y 30 años después, todos los castaños adultos habían desaparecido de los bosques norteamericanos. Actualmente, en estos mismos bosques, las especies dominantes son el nogal americano, el roble, el arce y el cerezo, según la región.

Una serie de estudios sobre la sucesión secundaria en campos abandonados en *Piedmont Plateau*, en Carolina del Norte, demostraron que tienen lugar las siguientes etapas:

- El garrachuelo (*Digitaria sanguinalis*) y el erigerón (*Erigeron canadensis*) colonizan los campos durante el primer año.
- Durante el segundo año, dominan el aster (*Aster pilosus*) o la ambrosia común (*Ambrosia artemisiifolia*).
- A los 4 ó 5 años, la gramínea *Andropogon virginicus* pasa a ser principal, que se acompaña de arbustos aislados y pequeños árboles.
- A los 15 años, los bosques de pinos son el componente botánico más notable. Las plántulas de los pinos necesitan luz solar plena, por lo que el sotobosque está compuesto de robles (*Quercus*) y de nogales americanos (*Carya*), que crecen sin dificultad a la sombra.
- A los 150 años, los robles y los nogales americanos son las principales especies de árboles, y dominarán las comunidades clímax que se formen con el tiempo.

Toda sucesión avanza hacia un punto final determinado por la ubicación global de la comunidad. A medida que

la sucesión progresa, se observa una serie de pasos comunes a todos los ecosistemas. La biomasa total de la comunidad aumenta. En algunas comunidades clímax, como los bosques tropicales, un porcentaje considerable de los recursos minerales disponibles se incorpora tanto a los vegetales vivos como al material vegetal en descomposición, o detritos. Los nutrientes que liberan los detritos son esenciales para la existencia continuada de la comunidad. Los patrones que encontramos en la vegetación también cambian. Por ejemplo, en las etapas tempranas de la sucesión, los árboles poseen muchas hojas pequeñas y orientadas de manera aleatoria, dispuestas por toda la rama; esto significa que las hojas nacen hacia arriba y hacia abajo en las ramas nuevas, y algunas hojas ensombrecen a otras. Los árboles situados en bosques clímax poseen menos hojas, pero éstas son más grandes y se disponen en un solo nivel; esto significa que las hojas crecen en la punta de las ramas nuevas, donde no están sombreadas por otras hojas.

## La energía almacenada en los organismos fotosintéticos se transmite de manera ineficaz a otros organismos del mismo ecosistema

Los organismos de un ecosistema se dividen en productores primarios y consumidores. Los autótrofos, incluidos los organismos fotosintéticos (plantas, algas y algunos procariotas), son productores primarios de materia orgánica y de energía almacenada. Los animales, los hongos, así como los procariotas y protistas heterótrofos, son consumidores.

Los ecólogos calculan la productividad primaria de un ecosistema midiendo el peso seco de las plantas y de otros organismos fotosintéticos producidos anualmente por metro cuadrado. La Figura 25.12 muestra claramente que los bosques tropicales y los bosques templados son los ecosistemas terrestres más productivos de la Tierra, en gran medida porque la productividad aumenta con las precipitaciones y con la temperatura. (Los campos cultivados pueden alcanzar o incluso superar la productividad primaria de los bosques tropicales, pero únicamente con la ayuda de cantidades considerables de fertilizantes y agua). Los niveles de nutrientes también influyen en la productividad. El efecto de las altas temperaturas y de los altos niveles de nutrientes es particularmente notorio en los ecosistemas acuáticos, donde estas condiciones estimulan la «floración» de las algas (Capítulo 18). Los animales de un ecosistema también influyen en la productividad primaria. Por ejemplo, un estudio en las llanuras del Serengeti, en África, demostró que la mayor productividad se daba en los niveles moderados de pastoreo y que disminuía en pastoreos de baja o de alta intensidad.

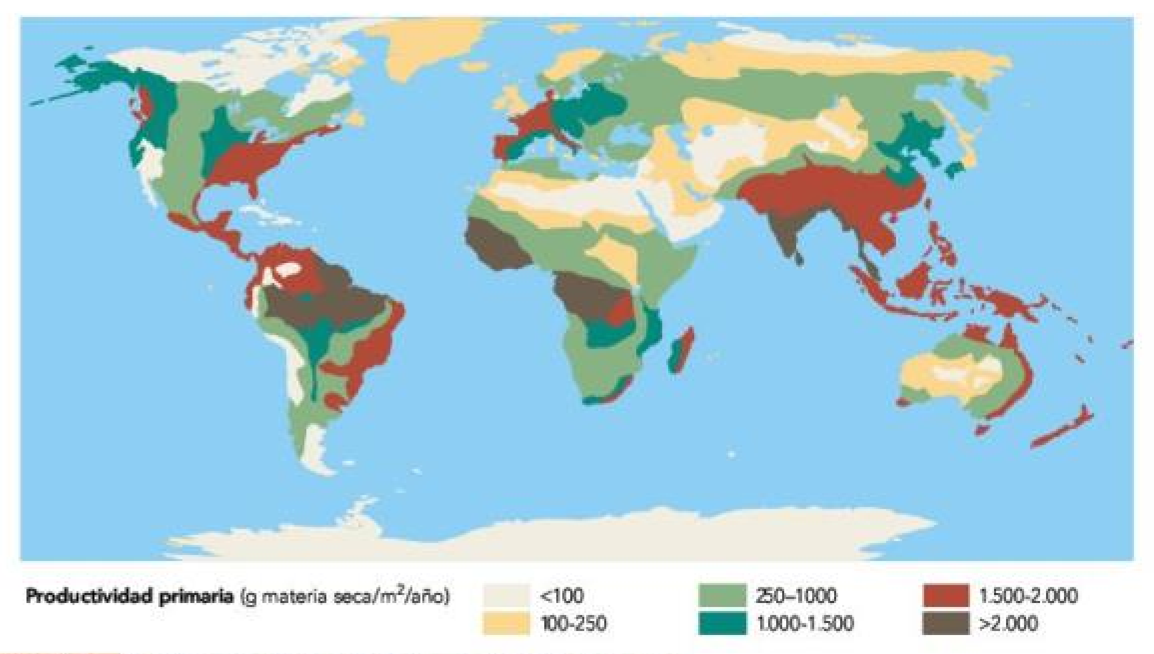



**Figura 25.12.** **Productividad primaria de los ecosistemas terrestres.**
La productividad primaria es mayor en las regiones tropicales y templadas.

Como ya vimos en el Capítulo 9, la energía química que contiene un organismo se determina quemando el organismo en un calorímetro y midiendo cuánta energía se desprende. Las plantas y otros productores primarios convierten tan sólo cerca de un 1% de la luz visible que reciben en energía química. En otras palabras, los productores primarios almacenan unos 10.000 julios (unidad métrica de energía) de energía química por cada millón de julios de la energía solar de que disponen. Los consumidores convierten en biomasa aproximadamente un 10% de la energía química que consumen. Luego, por cada 10.000 julios de materia vegetal que entran en la cadena alimenticia, un consumidor primario (herbívoro) almacena unos 1.000 julios de biomasa, un consumidor secundario (un carnívoro que se alimenta de herbívoros) almacena cerca de 100 julios, y un consumidor terciario (un carnívoro que se alimenta de otros carnívoros) almacena unos 10 julios. Esta relación se puede representar a través de una pirámide de productividad (Figura 25.13). Cada altura de la pirámide —productores primarios, consumidores primarios, etc.— se denomina *nivel trófico*.

Consumidores terciarios
10 J
Consumidores secundarios
100 J
Consumidores primarios
1.000 J
Productores primarios
10.000 J
1.000.000 J Luz solar

**Figura 25.13. Pirámide de productividad.**
Los productores primarios convierten en biomasa aproximadamente un 1% de la energía solar que reciben. Cada nivel trófico superior transfiere cerca de un 10% de la energía que consume al siguiente nivel.

Las pirámides de productividad son la base de la siguiente observación: la agricultura es más eficaz y puede alimentar a más personas si éstas consumen productos vegetales, como el arroz, en lugar de productos animales, como la carne de res. Es evidente que estas consideraciones sobre la eficacia dependen de lo que se come. Los granos de arroz son casi completamente digeribles para el ser humano, lo que significa que por hectárea agrícola se puede alimentar a un número de personas diez veces mayor si se produce arroz en lugar de carne de res. Sin embargo, gran parte de la materia vegetal contiene una cantidad considerable de celulosa que los seres humanos no pueden digerir. Si en un menú encontramos brócoli o espinacas, en lugar de arroz, la eficacia de esa dieta vegetariana es significativamente menor.

## La magnificación biológica incrementa la concentración de algunas sustancias tóxicas en niveles tróficos superiores

Determinadas sustancias tóxicas se acumulan en el ecosistema y se encuentran más concentradas a medida que se asciende de nivel trófico. Se trata de un proceso denominado *magnificación biológica*. Una de estas sustancias es el mercurio. El mercurio se emplea para extraer oro de la mena y para producir plásticos, también hubo una época en que se tiraba a los ríos y al mar una vez se había usado. Las arcillas de bentonita cargadas de mercurio que se emplean en la perforación oceánica para la obtención de petróleo también desprenden mercurio en el agua. Las bacterias incorporan el mercurio a un compuesto orgánico extremadamente venenoso llamado metilmercurio, que se acumula en otros organismos, particularmente en ciertas especies de peces.

Los pesticidas liposolubles no degradables, como el DDT, se acumulan en los tejidos adiposos de los animales y están expuestos a la magnificación biológica. En el caso de las aves que se alimentan en la parte superior de las pirámides alimenticias, el DDT interfiere con el depósito de calcio en las cáscaras de huevo, y se producen huevos frágiles que se rompen antes de que las crías estén preparadas para salir del cascarón. Antes de que fuera prohibido en 1973 en EE. UU., el DDT causó graves declives en la población de águilas calvas, pigargos y pelícanos castaños. Desde entonces, las tres poblaciones se han recuperado.

Como las plantas se encuentran en la base de las pirámides alimenticias, suelen contener una concentración

relativamente baja de las sustancias tóxicas que se acumulan a través de la magnificación biológica. Como consecuencia, podríamos esperar que una dieta vegetariana presentara un riesgo menor de ingestión de muchos tipos de sustancias tóxicas. No obstante, no se trata de una norma general, ya que los vegetales y los frutos producidos para el consumo humano suelen tratarse con más herbicidas y pesticidas que los pastos para el ganado del que se obtiene la carne.

## El agua y los nutrientes siguen ciclos entre los componentes bióticos y abióticos de los ecosistemas

Al crecer, los vegetales toman agua y minerales del suelo, y dióxido de carbono ($CO_2$) de la atmósfera. Los elementos de estas sustancias se incorporan a la estructura de los vegetales y de ahí pasan a la estructura de los consumidores primarios, secundarios y terciarios. Cuando alguno de estos organismos muere, las bacterias y los hongos rompen su estructura y devuelven el agua y los minerales al suelo, y el $CO_2$ a la atmósfera. Por ello, el agua, el carbono y los minerales circulan continuamente entre los organismos y los componentes inertes del ecosistema.

El agua pasa a formar parte de la atmósfera a través de la evaporación de los océanos y de otros lechos acuáticos, y por medio de la transpiración, y vuelve a los océanos y a la tierra en forma de precipitaciones (Figura 25.14). Parte del agua que cae sobre la tierra vuelve a los océanos a través de los ríos, y otra parte se filtra en el suelo, donde se une a las partículas del suelo. El agua que penetra en el suelo, que en conjunto se conoce como *aguas subterráneas*, fluye de nuevo hasta el mar en un viaje que puede tardar miles de años. Asimismo, a la superficie se bombean ingentes cantidades de agua subterránea para uso humano.

En el ciclo del carbono, el carbono del $CO_2$ se incorpora a los compuestos orgánicos durante la fotosíntesis de plantas, algas y determinados procariotas (Figura 25.15). El carbono regresa a la atmósfera como $CO_2$ a través de la respiración celular de productores, consumidores y descomponedores, así como a través de la quema de madera y combustibles fósiles. Los productores terrestres obtienen $CO_2$ directamente de la atmósfera, donde es un componente minoritario (0,04%). Los productores acuáticos usan el $CO_2$ disuelto, que está en equilibrio con los iones de bicarbonato disueltos ($HCO_3^-$) y el $CO_2$ atmosférico. Más del 90% del carbono de la Tierra se encuentra en el fondo de los océanos, en sedimentos de carbonato cálcico ($CaCO_3$) formados a partir de las conchas de organismos marinos.

Algunos minerales, como el nitrógeno y el fósforo, existen como iones disueltos en océanos, lagos y ríos, y están unidos a las partículas del suelo. El gas nitrógeno ($N_2$) es además el componente más abundante de la atmósfera (78%). De hecho, más de un 99,9% del nitrógeno de la Tierra se encuentra en la atmósfera. La Figura 25.16 ilustra las cinco rutas del ciclo del nitrógeno. **1** En la *fijación del nitrógeno*, las bacterias del suelo y los nódulos radicales de las leguminosas convierten el gas $N_2$ de la atmósfera en amoníaco ($NH_3$). Ésta es la única ruta por la que el nitrógeno pasa a formar parte de compuestos orgánicos. El amoníaco reacciona con agua en el suelo, produciendo amonio ($NH_4^+$). **2** En la *amonificación*, los descomponedores también liberan $NH_4^+$ hacia el suelo, al descom-




**Figura 25.14. Ciclo del agua.** En los océanos, la evaporación es mayor que las precipitaciones, pero en la tierra sucede lo contrario.

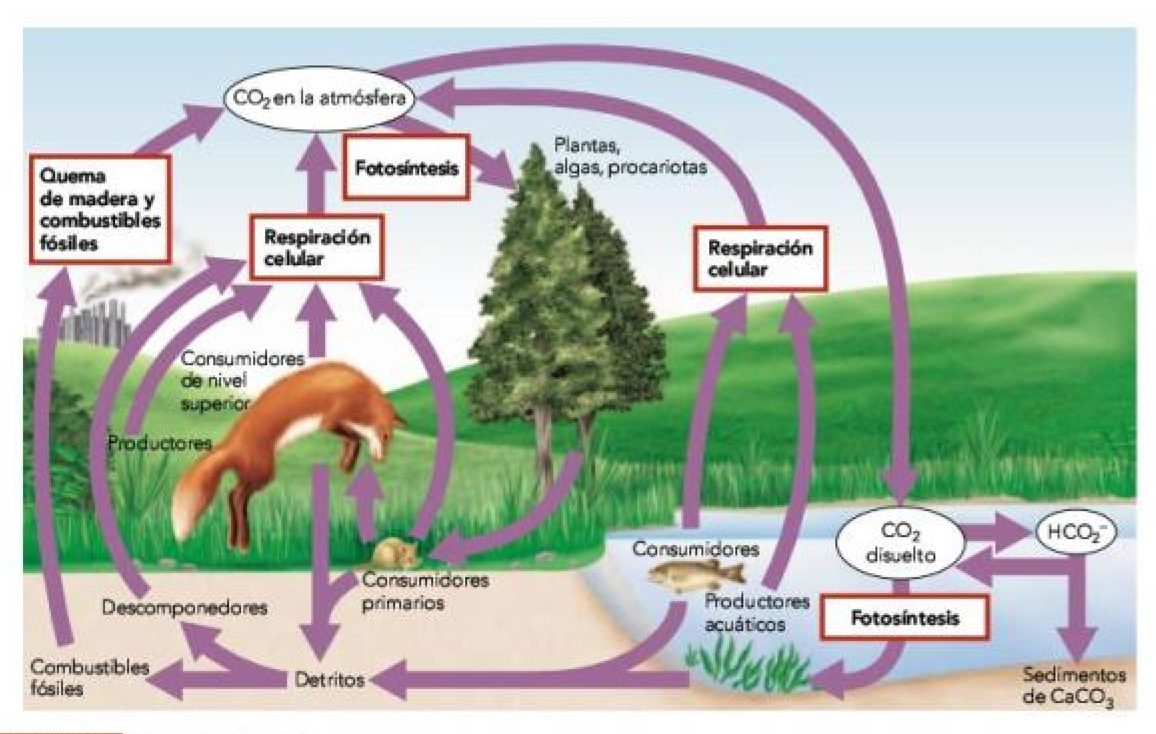



**Figura 25.15.** **Ciclo del carbono.**

La fotosíntesis y la respiración celular son las principales responsables del ciclo del carbono en los ecosistemas. Se equilibran entre sí, pero al quemar madera y combustibles fósiles se produce un aumento continuo en la concentración de $CO_2$ en la atmósfera.

poner los restos de organismos muertos. **3** En la *nitrificación*, las bacterias del suelo convierten el $NH_4^+$ en nitrito ($NO_2^-$) y nitrato ($NO_3^-$). **4** En la *asimilación*, los vegetales absorben tanto $NH_4^+$ como $NO_3^-$, del suelo, e incorporan el nitrógeno a aminoácidos, nucleótidos y otros compuestos orgánicos, que ascienden por la cadena alimenticia hasta los consumidores. **5** En la *desnitrificación*, las bacterias del suelo convierten $NO_3^-$ en $N_2$, que regresa a la atmósfera.

## La actividad humana ha dividido los ecosistemas estables en fragmentos distanciados

La ecología del paisaje es un campo relativamente nuevo aún en desarrollo. Uno de los principales intereses de los ecólogos paisajistas es la fragmentación de los ecosistemas existentes por parte del ser humano. Existen tres factores principales del desarrollo que han contribuido a la formación de ecosistemas fragmentados. El primero es la deforestación, que en los últimos cien años ha avanzado a una velocidad particularmente elevada. En la mayoría de los países industrializados, a excepción de Canadá y Rusia, no se conserva casi ninguno de los bosques de crecimiento antiguo. Los bosques de la mayoría de los países en desarrollo están prácticamente igual de devastados. En los lugares en los que la deforestación ha sido menor, los pasillos forestales pueden llegar a conectar fragmentos de bosques. El segundo factor del desarrollo que ha contribuido a la fragmentación de los ecosistemas ha sido la agricultura. Aproximadamente un tercio de los terrenos del planeta se ha convertido en tierras de cultivo. El tercer factor es el crecimiento de las ciudades o pueblos, que en ocasiones invade ecosistemas relativamente no perturbados y, en otras, sustituye a las tierras de cultivo.

Si viajamos por la mayoría de las regiones de EE. UU., encontraremos un mosaico de diferentes tipos de fragmentos de ecosistemas, o de elementos paisajísticos, que conviven juntos componiendo el paisaje general. Algunos de ellos son porciones del ecosistema original, generalmente modificadas. Otros son obra del ser humano o representan la sucesión secundaria tras una modificación humana. Por ejemplo, podemos pasar por una ciudad del interior con zonas verdes esporádicas; quizás un parque

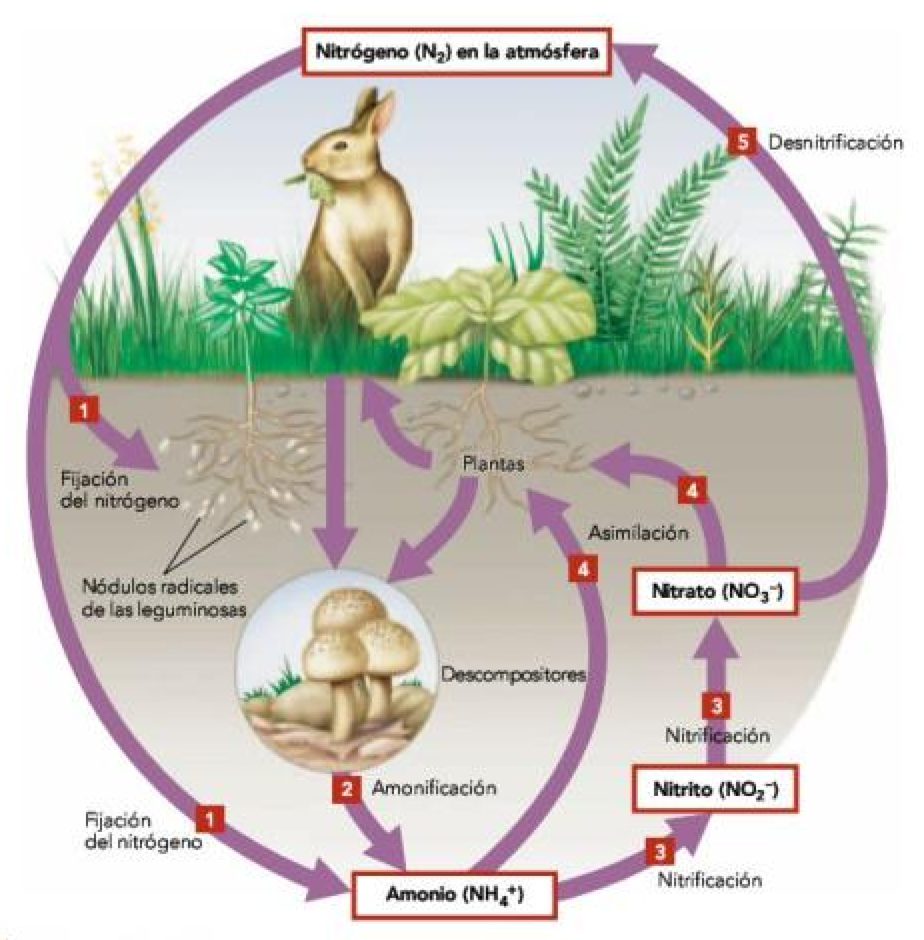



**Figura 25.16.** **Ciclo del nitrógeno.**

Los componentes esenciales de las rutas 1, 2, 3 y 5, que se explican en el texto, son diferentes grupos de bacterias del suelo. Los hongos también desempeñan un papel importante en la ruta 2.

municipal rompa la monotonía. Algunas viviendas carecen de zonas con vegetación, mientras que otras tienen plantas en el balcón o una zona de césped o un jardín. De vez en cuando, vemos solares deshabitados donde han ido creciendo malezas. A las afueras de la ciudad, nos adentramos en zonas de cultivo, donde se alternan terrenos cultivados y casas. En algunas áreas, el pastoreo, la tala de árboles o la supresión de incendios han alterado la vegetación natural. Y por último, podemos terminar en un Parque Nacional, establecido para preservar un ecosistema tal y como existía antes de que Colón visitara Norteamérica. Incluso aquí pueden ser comunes las especies de plantas alóctonas, y puede que ya no haya carnívoros grandes en el entorno; lo que permite a los herbívoros pastar en exceso y alterar la vegetación.

Los ecólogos del paisaje intentan entender las distintas comunidades que se desarrollan en la enorme diversidad de elementos del paisaje. Algunos elementos paisajísticos representan una combinación de factores bióticos y abióticos que no se habían dado anteriormente en la naturaleza. A menudo, una población original se divide en otras más pequeñas que habitan en fragmentos aislados. Los ecólogos se plantean también preguntas sobre el efecto del tamaño del fragmento en el tamaño y la densidad de la población, así como en la diversidad de las especies. Por ejemplo, el número de especies de mamíferos desciende notablemente a medida que un hábitat se fragmenta y disminuye el tamaño de los fragmentos. Si se tienen en cuenta los parques y otras reservas, es importante determinar si el tamaño de la zona preservada y sus usos permitirán a las especies nativas mantener poblaciones lo suficientemente grandes para sobrevivir. Si la tala de árboles estuviera permitida en un Bosque Nacional,

¿podría un determinado vegetal o animal encontrar el hábitat adecuado y suficiente para prosperar? ¿Proporcionaría un Parque Nacional largo y estrecho el suficiente espacio para mantener a las comunidades que allí habitaban antes de que llegara el hombre? ¿Cuál es la naturaleza de los efectos de borde en los lugares donde el Parque Nacional linde con zonas agrícolas y granjeras? La idea de rodear las reservas de zonas que hagan de tampón en la gestión del territorio pretende que las áreas de conservación puedan estar rodeadas de actividades humanas compatibles (Figura 25.17).

Los ecólogos paisajistas pueden también analizar los fragmentos de los ecosistemas, para determinar si el área de una especie en peligro se encuentra dentro de una zona protegida. A tenor de estos análisis, los ecólogos pueden recomendar que se modifiquen los límites de un área, o que se establezcan pasillos de seguridad o corredores ecológicos para conectar dicha área con otras zonas protegidas. En el caso de los animales, un pasillo de seguridad dispondría de verjas a lo largo de las carreteras o pasos subterráneos específicos para animales salvajes. Y en el caso de los vegetales, un pasillo de seguridad puede ser una región en la que la vegetación natural pueda crecer sin peligro de poda ni de pastoreo, en una zona lo suficientemente grande como para asegurar que la polinización y la dispersión de las semillas puedan conectar lo que de otra manera serían poblaciones aisladas.

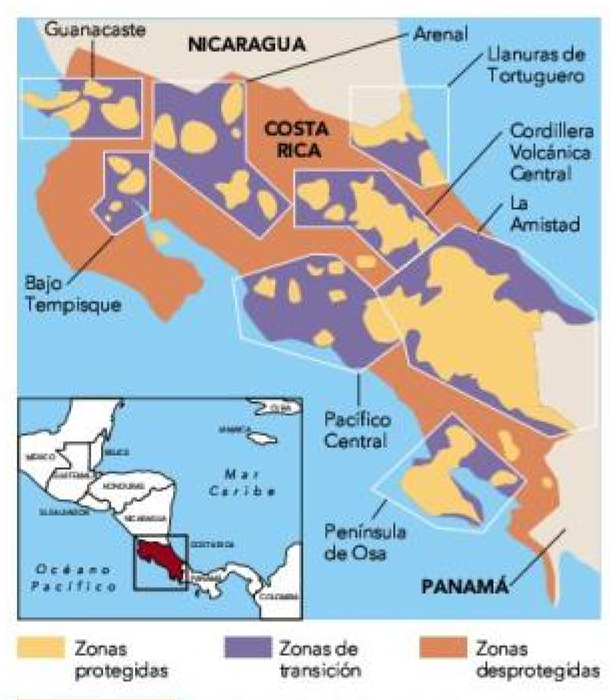



**Figura 25.17. Gestión paisajística basada en áreas protegidas inmersas en áreas tampón.**

En Costa Rica, los parques nacionales y otras zonas protegidas (amarillo) están en su mayoría separados de las zonas desprotegidas (naranja) por zonas de transición (lila). Las explotaciones mineras, las explotaciones agropecuarias y las nuevas construcciones urbanas se excluyen de las zonas de transición.

## Repaso de la sección

1. **Explica las diferencias entre especies dominantes y especies clave.**
2. **Describe los pasos característicos de la sucesión primaria.**
3. **Cita algunos ejemplos de productores primarios y de consumidores primarios.**
4. **¿Qué porcentaje de energía se trasfiere normalmente de un nivel trófico al siguiente?**

# RESUMEN

## Poblaciones

Una población es un grupo de individuos de la misma especie que se cruzan entre sí y que habitan en un mismo lugar. Un ecosistema puede tener una o más poblaciones de un determinado organismo.

**Las características reproductoras de las plantas plantean retos en el estudio de una población vegetal (pág. 597)**

El estudio de una población vegetal es complicado porque muchas plantas son parte de un organismo colectivo producido por reproducción vegetativa, porque la producción y la germinación de semillas en estado natural son extremadamente variables, y porque la hibridación dificulta la definición de poblaciones y especies vegetales.

**La distribución de los vegetales en una población puede ser aleatoria, uniforme o por agregados (págs. 597-598)**

Las plantas que producen semillas ligeras y que se dispersan fácilmente con el viento suelen presentar una distribución aleatoria. Las plantas que ensombrecen las plántulas cercanas o que

inhiben la germinación de las semillas que se encuentran a su alrededor presentan normalmente una distribución uniforme. La distribución por agregados suele resultar de una reproducción vegetativa o de la dispersión de semillas más pesadas con un menor alcance. Una misma especie vegetal puede presentar una distribución diferente a pequeña, mediana o gran escala, o en diferentes momentos de su vida.

**La distribución por edades y la curva de supervivencia definen la estructura por edades de una población (págs. 598-599)**

Los gráficos sobre la distribución por edades indican el número relativo de individuos de diferentes edades de una población. Las curvas de supervivencia demuestran que el índice de mortalidad de una población está correlacionado con la edad.

**El crecimiento de una población a lo largo del tiempo se ve limitado por los recursos ambientales (págs. 599-600)**

Una población en un medio ideal con recursos ilimitados crece exponencialmente. Sin embargo, cuando los recursos son limitados, las poblaciones experimentan un crecimiento logístico o dependiente de la densidad. Las poblaciones alcanzan en un determinado punto su tamaño máximo, denominado *capacidad de carga* o *K*.

**El crecimiento de una población vegetal depende de sus patrones de reproducción (págs. 600-603)**

La selección de los rasgos que maximizan la tasa de reproducción de una población en un medio poco poblado se denomina selección-*r*. La selección de los rasgos que permiten a un individuo competir con éxito por los recursos y utilizar estos recursos eficazmente se denomina selección-*K*. Los vegetales también se diferencian en la frecuencia de reproducción, la edad con que comienzan a reproducirse, el número y tamaño de las semillas que producen (en las plantas con semillas), y si poseen flores femeninas y masculinas separadas (en las Angiospermas).

## Interacciones entre organismos en los ecosistemas

**El comensalismo y el mutualismo son interacciones en las que al menos una de las especies resulta beneficiada (pág. 603)**

El comensalismo es una interacción entre dos especies en la que una de ellas se beneficia, mientras que la otra no se ve afectada. El mutualismo es una interacción entre dos especies en la que ambas salen beneficiadas.

**La conducta predatoria, herbívora y el parasitismo son interacciones en las que al menos, una de las especies se ve perjudicada (págs. 603-605)**

En la conducta predatoria, un organismo se alimenta de otro matándolo. En la conducta herbívora, un animal se alimenta de un vegetal, pero normalmente no lo mata. En el parasitismo un organismo se alimenta de otro que sigue vivo.

**Las plantas compiten por los recursos con miembros de su propia especie o de otras (págs. 605-606)**

La competencia intraespecífica en las plantas tiene como resultado el auto-aclareo, mientras que la competencia interespecífica resulta en la eliminación de una de las especies o en la coexistencia de ambas. Según el principio de exclusión por competitiva, si dos especies habitan en una misma área y compiten exactamente por los mismos recursos, una de las especies acabará desapareciendo de dicha área.

## Comunidades y ecosistemas

Una comunidad es un grupo de especies que habita en un área determinada.

**Las comunidades pueden caracterizarse por las especies que las componen y por la distribución vertical y horizontal de éstas (págs. 607-609)**

Las especies dominantes de una comunidad son las más importantes, de acuerdo con indicadores como la biomasa o el número de individuos. Las especies clave tienen un efecto considerable en la estructura de una comunidad. En muchas comunidades forestales, los tipos de plantas están distribuidos verticalmente. Los incendios y otras perturbaciones pueden influir en la distribución horizontal de las plantas.

**A menudo, los medios aparentemente uniformes incluyen diferentes microhábitat (págs. 609-610)**

Muchos medios que parecen uniformes son en realidad muy complejos. Por consiguiente, las especies que parecen estar en competencia directa entre sí no lo están. Las especies pueden evitar la competencia directa estableciendo diferentes nichos, que son combinaciones de variables físicas y biológicas que influyen en su éxito.

**Un nivel moderado de perturbaciones puede incrementar el número de especies en un ecosistema (págs. 610-611)**

Dentro de una determinada región, las perturbaciones moderadas aumentan el número de especies, probablemente mediante la creación de microambientes nuevos que pueden albergar especies adicionales.

**La sucesión ecológica describe la variación en las comunidades a lo largo del tiempo (págs. 611-614)**

La sucesión primaria, que suele darse en áreas inicialmente desprovistas de casi todo rastro de vida y donde el suelo aún no se ha formado, comienza a menudo con líquenes y musgos que pueden establecerse por sí mismos en rocas desnudas. La sucesión secundaria tiene lugar cuando una comunidad ha desaparecido como consecuencia de una perturbación, como la recogida de una cosecha, el brote de una enfermedad o una tormenta de viento, siempre que el suelo permanezca intacto. Ambos tipos de sucesión finalizan en la formación de una comunidad clímax.



**La energía almacenada en los organismos fotosintéticos se transmite de manera ineficaz a otros organismos del mismo ecosistema (págs. 614-615)**

Las plantas y otros productores primarios convierten aproximadamente un 1% de la luz visible que reciben en energía química. Los consumidores convierten cerca de un 10% de la energía química que consumen en biomasa.

**La magnificación biológica incrementa la concentración de algunas sustancias tóxicas en niveles tróficos superiores (págs. 615-616)**

Determinadas sustancias tóxicas se acumulan en los ecosistemas y aumentan su concentración con cada nivel trófico. Entre dichas sustancias se encuentra el mercurio, que las bacterias incorporan al metilmercurio, extremadamente venenoso, y el pesticida DDT, que se acumula en los tejidos adiposos de los animales.

**El agua y los nutrientes siguen ciclos entre los componentes bióticos y abióticos de los ecosistemas (págs. 616-617)**

El agua pasa a formar parte de la atmósfera a través de la evaporación de los océanos y de otros lechos acuáticos, y por medio de la transpiración, y vuelve a los océanos y a la tierra en forma de precipitaciones. El carbono del $CO_2$ se incorpora a los compuestos orgánicos, durante la fotosíntesis de los productores, y vuelve a la atmósfera en forma de $CO_2$, a través de la respiración celular y de la quema de madera y combustibles fósiles. El ciclo del nitrógeno engloba cinco rutas: (1) la fijación del nitrógeno, la conversión de nitrógeno atmosférico en amoníaco; (2) la amonificación, la liberación de amonio por parte de los descomponedores; (3) la nitrificación, la conversión del amonio en nitrito y nitrato; (4) la asimilación, la absorción de amonio y nitrato por parte de los vegetales, y (5) la desnitrificación, la conversión de nitrato en gas nitrógeno.

**La actividad humana ha dividido los ecosistemas estables en fragmentos distanciados (págs. 617-618)**

La deforestación y la agricultura son dos de los principales factores del desarrollo que han contribuido a la fragmentación de los ecosistemas. Los ecólogos paisajistas estudian las comunidades que se desarrollan como fragmentos de ecosistemas e intentan entender cómo afecta el tamaño de los fragmentos al tamaño y la densidad de la población, así como a la diversidad de especies.

## Cuestiones de repaso

1. ¿Qué es una población?
2. Cita ejemplos de modelos de distribución vegetal aleatoria, uniforme y por agregados.
3. ¿Qué es la alelopatía?
4. ¿Qué muestra una curva de supervivencia?
5. ¿En qué se diferencia el crecimiento exponencial de una población del crecimiento logístico?
6. ¿En qué consiste la reproducción «terminal»?
7. ¿Cómo podría tener lugar la selección reproductiva después de la polinización en las plantas?
8. ¿Cuál es la diferencia entre comensalismo y mutualismo? Aporta algún ejemplo.
9. Explica las diferencias entre los tipos de explotación que pueden existir entre organismos.
10. ¿Cuál es la relación entre la fertilidad del suelo y la diversidad de especies?
11. ¿Qué es una comunidad?
12. ¿Cuáles son la especie dominante y la especie clave en una comunidad de pinos ponderosa?
13. ¿Por qué pueden mantener gran cantidad de especies los medios aparentemente uniformes, como algunas selvas?
14. ¿Qué es un nicho?
15. ¿Cómo afectan las perturbaciones moderadas a la diversidad de especies?
16. Compara la sucesión primaria y la secundaria.
17. Explica las diferencias entre consumidores primarios, secundarios y terciarios.
18. ¿Qué significa la siguiente frase?: la energía pasa de un nivel trófico al siguiente con una eficacia media del 10%.
19. Describe el ciclo del nitrógeno en un típico ecosistema terrestre.
20. ¿Cuáles son los dos principales responsables de la fragmentación de los ecosistemas?

## Cuestiones para reflexionar y debatir

1. Según algunos investigadores, la Ecología es la ciencia biológica más compleja, pues es la que más variables presenta. ¿Estás de acuerdo con esta idea? Razona tu respuesta.
2. Si la ladera de una montaña tiene 10.000 álamos temblones divididos en 100 clones, ¿hay 10.000 ejemplares de álamo o sólo 100?
3. Imagina que alguien te dice que los seres humanos comenzaron como una especie con selección-*K*, que se ha convertido en una especie con selección-*r*. ¿Puede ser cierta esta afirmación? Justifica tu respuesta.
4. Supongamos que un oso se alimenta de frambuesas silvestres en un bosque. ¿De qué tipo de interacción se trata? ¿Qué tipo de interacción se daría si una familia va a recoger esas mismas frambuesas y se las lleva a casa para hacer mermelada?
5. Un oasis en medio del desierto, ¿es un ecosistema o una comunidad?
6. Imagina que das un paseo por una huerta bien cuidada, a continuación por un campo abandonado y después por un solar deshabitado. Describe las comunidades que puedes encontrarte en el camino.
7. Describe todas las condiciones y las características de tu nicho personal. Incluye otros aspectos, además de aquellos referentes al alimento, el agua y el refugio.
8. En una parcela deshabitado descubres zonas con gramíneas, otras con flores silvestres, pequeños arbustos haciéndose un

hueco, charcos y varios fragmentos con cactus. ¿Qué está ocurriendo en dicha parcela?

9. El *Olympic National Park*, en el estado de Washington, mantiene una franja estrecha de bosque (que en algunos puntos sólo mide pocos cientos de metros de ancho) para proteger la costa salvaje y natural. ¿Cómo protege un bosque a una costa?
10. Observa la Figura 25.8, que ofrece datos de la investigación de Tilman sobre la exclusión competitiva en dos especies de diatomeas. En este gráfico no se muestran dos aspectos del trabajo de Tilman: (1) las dos especies de diatomeas disminuyen la concentración de sílice en el agua a lo largo del tiempo y, como consecuencia, (2) la futura capacidad de carga de *Synedra* cultivada junto con *Asterionella* es ligeramente menor que su capacidad de carga si se cultiva sola. Dibuja de nuevo estos gráficos para demostrar estos dos fenómenos. Te sugerimos que indiques la concentración de sílice en el eje vertical, situado a la derecha de cada figura, y utilices círculos sin rellenar como símbolos del gráfico.

## Conexión evolutiva

¿Cuáles crees que son las ventajas y los inconvenientes de los tipos de conducta herbívora generalista y especialista? ¿Qué características de los vegetales serán seleccionadas, con mayor probabilidad, para la evolución de un tipo progresivamente más especializado en una población de herbívoros a lo largo del tiempo?

## Para saber más

Davis, Wade. *One River: Explorations and Discoveries in the Amazon Rain Forest*. Riverside: Simon and Schuster, 1996. Davis es un etnobotánico interesado en las medicinas extraídas de los vegetales. Es además un fantástico narrador y su libro está lleno de la historia, la aventura y la magnificencia de la selva.

Durning, Alan T. *This Place on Earth 2001: Guide to a Sustainable Northwest*. Seattle: Northwest Environment Watch, 2001. Desde el norte de California hasta British Columbia, el Pacífico Noroeste ofrece una gran cantidad de recursos, aunque también muchos problemas: la mayoría de sus bosques han sido talados, y la población y la contaminación son cada vez mayores. El autor estudia el problema y aporta soluciones aplicables en todo el mundo.

Hertsgaard, Mark. *Earth Odyssey: Around the World in Search of Our Environmental Future*. New York: Broadway Books, 1999. Hertsgaard viajó por todo el mundo planteando preguntas a la gente sobre el medio ambiente, y estudiando y analizando los diferentes ecosistemas. Este libro presenta una fascinante combinación de vivencias personales, historias terribles y esperanza para el futuro.

Matthiessen, Peter. *The Cloud Forest: A Chronicle of the South American Wilderness*. East Rutherford, NJ: Penguin, 1996. Se trata de una historia maravillosamente escrita, en la que Matthiessen describe sus exploraciones, sus encuentros con bandidos y los sorprendentes descubrimientos que hizo viajando por 16.100 kilómetros de selva.

National Park Service. *Glacier Bay: A Guide to Glacier Bay National Park and Preserve, Alaska*. Washington, DC: U. S. Government Printing Office, 1983. Esta guía contiene material interesante sobre la historia del parque, tanto humana como animal.

Quammen, David. *The Song of the Dodo: Island Biogeography in an Age of Extinction*. New York: Touchstone Books, 1996. Un relato muy bien escrito e interesante sobre el papel de la evolución en la flora y fauna de las cadenas de islas.

# 26

# Biología de la conservación



Extensión urbana cerca de Las Vegas, Nevada (EE. UU.).

## Crecimiento de la población humana

La población humana aumenta de manera exponencial

La producción creciente de alimentos abarcará vegetales modificados genéticamente, prácticas de mejoramiento de cultivos y sistemas de distribución de alimentos más eficientes

## Impacto humano en los ecosistemas

La presencia y actividad de las grandes poblaciones humanas vulneran los ecosistemas

El sistema de información geográfica proporciona una nueva herramienta para registrar los cambios en un ecosistema

## El futuro

El futuro de la interacción humana con los ecosistemas puede basarse en un escenario pesimista u optimista

Lograr el escenario optimista implicaría un notable cambio en la tendencia actual

Es necesario superar una serie de dificultades para invertir la tendencia actual de destrucción y modificación de ecosistemas

Es importante establecer modelos de éxito en la promoción de la restauración de ecosistemas

La Tierra antes de la humanidad y la Tierra de hoy en día son bastante diferentes. En parte, la diferencia se debe a los varios millones de años de evolución que han transcurrido desde el origen del género *Homo* y su predecesor, *Australopithecus*, en África. Con todo, en los últimos siglos, los humanos han comenzado a transformar el mundo a un ritmo desenfrenado, y el cambio es evidente en casi cualquier parte del Planeta. Gran parte del paisaje natural de la Tierra se ha visto alterado por la selvicultura, la agricultura y el crecimiento de áreas urbanas, que contienen el grueso de una población humana en aumento. Incluso cuando no existe rastro evidente de nuestra especie, se deben no obstante analizar el aire y el agua para encontrar signos químicos de nuestra presencia. Un ejemplo es la cafeína, un compuesto químico que se encuentra de forma natural en el café y el té, y que se añade a algunos refrescos y bebidas. La cafeína es un excelente indicador de la contaminación orgánica, asociada a las aguas residuales humanas. Aunque el tratamiento de las aguas residuales retira hasta un 99% de la cafeína de éstas, el compuesto químico aparece en pequeñas cantidades incluso en los rincones más remotos del océano.

Evidentemente, como producto de la evolución mediante selección natural, el ser humano es parte del orden natural. Estamos unidos tróficamente a otros organismos, e influimos en ellos de igual manera que ellos en nosotros. Sin embargo, debido a nuestro gran cerebro y a nuestra capacidad de alterar el entorno, somos diferentes a cualquier otra especie en lo que al impacto sobre los ecosistemas se refiere. Esto es especialmente cierto ahora que la población humana supera los 6.000 millones de habitantes. En consecuencia, es fácil comprender que algunas personas consideren que el ser humano actúa más como un destructor del orden natural que como una parte de dicho orden. La civilización causa un rápido cambio que puede verse como una perturbación masiva. Como vimos en el Capítulo 25, un ecosistema tarda cientos o miles de años después de una gran perturbación en experimentar las fases de sucesión primaria o secundaria hasta alcanzar una comunidad clímax. Una de las particularidades de los cambios causados por la actividad humana es que alteran las características bióticas y abióticas del paisaje de manera tan profunda que, con frecuencia, no se producirá un retorno a las comunidades clímax, incluso con la propia intervención humana.

Los factores bióticos y abióticos de un ecosistema se conectan de múltiples maneras. Los cambios introducidos por el ser humano tienen el efecto de romper muchas conexiones en los ecosistemas existentes, ocasionando su destrucción y la extinción de las especies. Eliminar una sola especie suele tener tantos efectos que es difícil comprenderlos sin un estudio en profundidad. Los efectos inmediatos de nuestras muchas actividades pueden conocerse, pero las consecuencias a largo plazo están fuera de nuestra capacidad de predecir con exactitud o de remediar.

Los Parques Nacionales, bosques nacionales y áreas silvestres, así como las reservas privadas, son formas de mantener ecosistemas naturales seleccionados en las condiciones de menor perturbación posibles. Estas reservas protegen los remanentes de los biomas originales y permiten que las áreas perturbadas vuelvan lentamente a su estado original y natural. Por ejemplo, el *Big Bend National Park*, al oeste del estado Norteamericano de Texas, conserva parte del Desierto Chihuahua a lo largo del Río Grande, por debajo de la elevación menor de las Montañas Chisos. Los desiertos, las áreas ribereñas y las altas montañas otorgan al parque una diversidad considerable en lo que a comunidades y ecosistemas se refiere.

En este capítulo, examinaremos el crecimiento de la población humana y su efecto sobre el aire, el agua, los hábitats naturales, la biodiversidad y la extinción. Asimismo, estudiaremos los escenarios pesimistas y optimistas para el futuro. Un escenario pesimista implica un crecimiento continuo de la población humana a su ritmo actual o superior. Un escenario optimista depende de la estabilización de la población humana y recurre a la nueva ciencia de la Biología de la conservación, que se basa en un entendimiento creciente de los principios de la Ecología.



Parque Nacional *Big Bend* en EE. UU.



# Crecimiento de la población humana

Tanto el número de seres humanos como sus actividades contribuyen a agravar los problemas medioambientales y el deterioro de los ecosistemas. La carencia de recursos para sustentar la población humana puede convertirse, en última instancia, en el factor primordial para estabilizar el crecimiento de la población.

## La población humana aumenta de manera exponencial

Durante milenios, desde el origen de la agricultura y la ganadería hace unos 10.000 años, la población humana ha aumentado muy lentamente (Figura 26.1). Sin embargo, en los últimos siglos, el crecimiento de la población ha sido exponencial. La Organización de las Naciones Unidas calcula que, en el año 2050, la población humana crecerá hasta alcanzar una cifra entre 7.300 millones y 10.700 millones de habitantes. El cálculo de la cantidad de población humana que la Tierra puede soportar, conocido como capacidad de carga de la Tierra, varía de manera considerable y depende de supuestos sobre el futuro de la agricultura y la calidad de vida de los habitantes de nuestro Planeta.

En el Capítulo 15, leímos acerca de Thomas Malthus, que en 1798 observó que todas las especies poseen la capacidad de sobreproducir descendencia. Malthus afirmaba que la excesiva reproducción humana conduciría a un gran sufrimiento por culpa de las hambrunas, las enfermedades y las guerras, resultado de la lucha por los escasos recursos para alimentarse y cuidarse. Tales efectos de superpoblación son varios en el mundo desarrollado contemporáneo, donde la población humana aumenta con mayor rapidez. En la actualidad, la agricultura mundial produce más alimentos de los necesarios para todos, pero, por culpa de cuestiones políticas y geográficas, el hambre es una compañía constante para cerca de 1.000 millones de personas. Como la población humana sigue aumentando, llegará un momento en que la agricultura moderna sea incapaz de proveer los alimentos suficientes. La escasez de agua podría ser incluso una confirmación temprana del cumplimiento de las predicciones de Malthus. En muchas zonas, no se dispone de agua suficiente para que la producción agrícola satisfaga las necesidades locales de alimentos, y el agua potable está contaminada con productos tóxicos y organismos patógenos.

La población humana disminuirá sólo cuando el índice de natalidad esté por debajo del de mortalidad. Aunque muchos países han logrado disminuir su índice de natalidad con éxito, la medicina moderna se ha encargado de disminuir también el índice de mortalidad. En algunos países, como Japón y Suecia, el índice de natalidad está ahora cercano al de mortalidad, o incluso por debajo de él. Sin embargo, en muchos otros países, el índice de natalidad sigue estando muy por encima del de mortalidad.

La estructura por edades de las poblaciones de cada país en sí es también un elemento básico de los programas de control de la población. Los países en los que una gran fracción de la población se componga de individuos en edad reproductiva o por debajo de ella, presentan una población en crecimiento incluso en su futuro (Figura 26.2). El crecimiento continuo de la población en el mundo subdesarrollado se ve influido por una compleja matriz de factores interactivos, incluida la visión cultural del control de la natalidad, la importancia de la infancia en el mercado de trabajo y en el cuidado de los padres ancianos, y las presiones de la sociedad para importar el estilo de vida tecnológico y orientado al consumo presente en los países desarrollados.

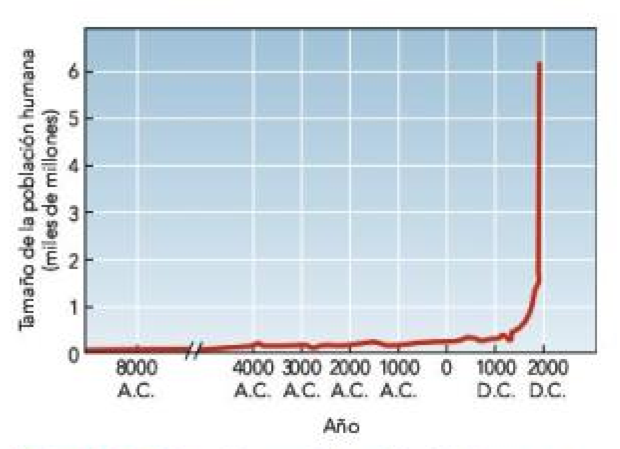
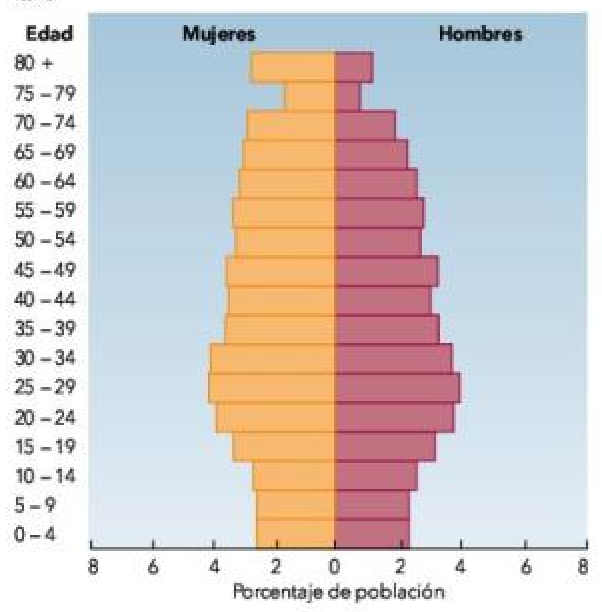



**Figura 26.1. Crecimiento de la población humana.** La fase exponencial del crecimiento de la población humana comenzó hace sólo unos pocos cientos de años.

## La producción creciente de alimentos abarcará vegetales modificados genéticamente, prácticas de mejoramiento de cultivos y sistemas de distribución de alimentos más eficientes

La capacidad de los biólogos vegetales, desde los genetistas a los agrónomos, para proporcionar los suficientes alimentos a la población humana es un aspecto importante



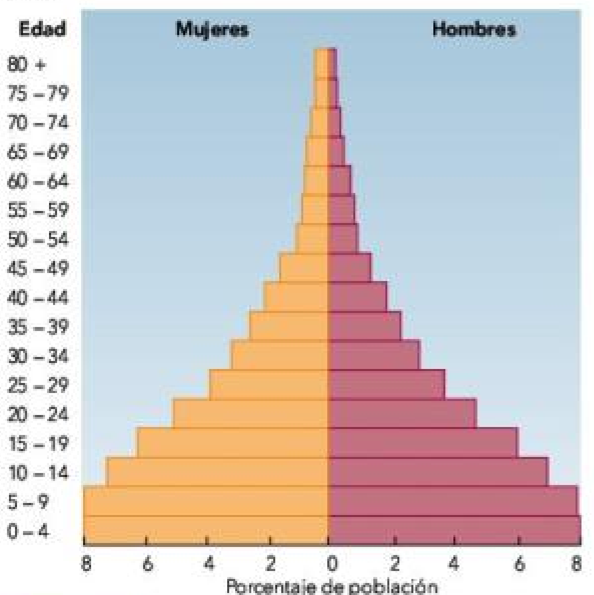




**Figura 26.2.** **Estructura por edades de la población humana en dos países.**

La población de Italia es estable y está distribuida, de forma equitativa, en todos los grupos de edades. En Kenia, una gran proporción de la población es joven, y probablemente sea responsable del crecimiento de la población durante los próximos cuarenta años.

de la interacción del ser humano con la Biosfera. Entre las décadas de 1940 y 1960, la producción vegetal tradicional dio lugar a la «revolución verde» y sus variedades de cereales básicos mundiales: trigo, maíz y arroz. Estas variedades se diseñaron con el fin de canalizar una mayor parte de la producción fotosintética de los vegetales a los granos, y menos a las hojas. Requieren grandes inversiones de fertilizantes, pesticidas y agua para alcanzar un rendimiento máximo, por lo que la producción tiene su precio. Las investigaciones consagradas a la producción de variedades de alto rendimiento tienen lugar principalmente en centros agrícolas internacionales, que se encuentran bajo la supervisión del Grupo Consultivo para la Investigación Agrícola Internacional (CGIAI). El trigo y el maíz AR (alto rendimiento) fueron innovaciones del Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT) en México; mientras que la del arroz AR se desarrolló en el Instituto Internacional para la Investigación del Arroz (*IRRI*, por sus siglas en inglés), en Filipinas. La utilización de variedades AR permitió a muchos países incrementar, de manera substancial, la producción de alimentos para seguir el ritmo de rápido crecimiento de las poblaciones. Por ejemplo, México pasó de ser un país importador de trigo en 1944 a exportador del mismo cereal en 1964, pese al considerable incremento que sufrió su población.

¿Será capaz la Biotecnología de llevar a cabo un aumento similar en el rendimiento de los cultivos para ayudar a solventar la escasez presente y futura de alimentos? La mayoría de los expertos sospecha que el rendimiento de cada vegetal podría no aumentar radicalmente, aunque la producción general sí aumentará durante las dos próximas décadas, debido a la introducción de variedades resistentes a enfermedades o plagas, o tolerantes a las sequías y perturbaciones del suelo, como la salinidad y la acidez (Capítulo 14). Las plantas de cultivo con estos caracteres incrementarían de manera efectiva la cantidad de terreno apto para la agricultura. No obstante, la mayoría de los países, incluidos los europeos, han rechazado los vegetales modificados genéticamente (MG) pese a su mayor rendimiento y mejores cualidades nutricionales. Los cultivos MG han de ser debidamente probados, y el público debe ser educado para comprender tanto las ventajas como los inconvenientes potenciales de dichos cultivos. Esta situación se asemeja a la que en su día se produjo cuando las vacunas se utilizaron por primera vez para reducir la propagación de enfermedades peligrosas. Las vacunas tienen su lado positivo y a la vez negativo, pero, en general, han salvado muchas vidas y prevenido muchas enfermedades.

Además de los cultivos mejorados genéticamente, existen otras prácticas que pueden contribuir a un futuro aumento en la producción de alimentos. Una de esas prácticas consiste en incrementar la diversidad genética de los cultivos. La agricultura moderna recurre solamente a unas pocas variedades de cada especie de cultivo con rasgos particularmente útiles, y una respuesta positiva a la fertilización, irrigación y aplicación de pesticidas. Con todo, esta reducción de la variabilidad genética hace que el cultivo sea mucho más vulnerable a la acción de un solo patógeno o herbívoro bien adaptado. Por ejemplo, entre 1846 y 1847, el hongo *Phytophthora infestans* arrasó en tan sólo unas pocas semanas los cultivos de patata en gran parte del norte de Europa. Los resultados fueron especialmente nefastos en Irlanda, porque la población dependía de las patatas como alimento principal. Un millón de irlandeses falleció de hambre, y un número semejante emigró a Estados Unidos. En 1970, más del 15% del maíz en Estados Unidos fue destruido por el hongo *Cochliobolus heterostrophus*, responsable de la roya de este cereal. Los agricultores sólo empleaban unas pocas variedades de maíz, la mayoría de las cuales estaban relacionadas genéticamente. Como resultado, numerosas plantas fueron susceptibles a la infección fúngica cuando surgió una mutación casual del hongo.

Los agricultores han descubierto que dar mayor complejidad a sus sistemas de cultivo puede ser beneficioso. En la práctica conocida como *policultivo*, se plantan varias plantas de manera simultánea o secuencial a lo largo de un año o en años alternos. Un ejemplo de policultivo es la *rotación de cultivos*, en la que se plantan diferentes vegetales en años alternos. En ocasiones, se alterna el trigo con una leguminosa fijadora de nitrógeno, como el trébol. En otra muestra de policultivo denominada *intercultivo*, pueden alternarse entre sí diferentes plantas de cultivo en un mismo campo y al mismo tiempo. Por ejemplo, pueden alternarse árboles frutales con varias filas de judías y varias de patatas, o pueden alternarse filas de habas de soja con otras de cebada y maíz (Figura 26.3). El intercultivo puede proporcionar una variedad de cultivos alimenticios durante todo el año si éstos tienen diferentes momentos de recolección. Un sistema de policultivo bien diseñado puede además beneficiarse de la siembra, el cultivo y la recogida mecanizados.

Al presentar una diana menor, el policultivo ralentiza la expansión de patógenos y herbívoros, que se sienten atraídos por los grandes campos de monocultivo. En algunos casos relativos al policultivo, las plantas que producen sustancias que repelen a los herbívoros se cultivan cerca de vegetales de cultivo alimenticio. Por ejemplo, las maravillas (*Tagetes spp.*) producen compuestos volátiles que repelen a numerosos insectos, mientras que el perejil (*Petroselium spp.*) atrae a las mariposas y las moscas, cuyas larvas se comen el perejil e ignoran el resto de los vegetales. La mayoría de los jardines familiares son ejemplos sencillos y prácticos de policultivo.



**Figura 26.3. Intercultivo.**
En este campo de cultivo en Cuba, se alternan las bananas con las coles y otros cultivos.

La utilización de variedades de cultivo resistentes a los herbívoros y el policultivo son ejemplos de *control integrado de plagas* (*CIP*), un sistema que se sirve de una variedad de estrategias que protegen a los vegetales de los herbívoros y las enfermedades. Los expertos en CIP intentan encontrar los cultivos más idóneos para determinadas regiones agrícolas y trabajan para modificar las prácticas existentes que atraen las plagas de cultivos. Por ejemplo, un método de CIP para hacer frente a las plagas del maíz podría ser plantar maíz en diferentes momentos en campos adyacentes, de manera que el cultivo al completo no sea atacado por un insecto específico que aparece en un momento concreto. El CIP también conlleva el uso de agentes de control biológicos, como las avispas que ponen huevos en las orugas o las mariquitas que se comen los áfidos.

En el Capítulo 25, mencionamos que en un ecosistema, aproximadamente el, 10% de la energía de un nivel trófico pasa al siguiente nivel. Esto quiere decir que el ser humano captura cerca del 10% de la energía de los vegetales cuando se alimenta de ellos, pero sólo un 1% de la energía de origen vegetal cuando se alimenta de carne. En consecuencia, una población humana que se alimente básicamente de vegetales necesita de menos tierra agrícola para subsistir que una que se alimente de carne. De este modo, una dieta vegetariana en lugar de carnívora, esto es, ali-

mentarse «de un nivel inferior de la cadena trófica» es un método efectivo para incrementar el número de personas que pueden ser alimentadas por una cantidad de terreno determinada.

La organización de la producción de alimentos en un ámbito local puede incrementar la disponibilidad de éstos tanto como la producción en sí misma. La producción local elimina los gastos económicos y energéticos del transporte a larga distancia, así como otros intermediarios en el traslado de los alimentos desde el campo hasta el mercado. Las huertas domésticas y los mercados agrícolas regionales son ejemplos obvios de producción local. Las cooperativas de agricultores facilitan a los productores dar con las necesidades alimenticias locales y la obtención del mejor precio para los excedentes de producción. A lo largo de la historia de la agricultura, los agricultores han desarrollado variedades de vegetales de cultivo denominadas *razas locales*, que crecen bien en las condiciones locales (*véase* el cuadro *Biología de la conservación* en esta misma página).

## Repaso de la sección

1. **¿Cuáles son algunas de las posibles consecuencias de permitir que el crecimiento de la población humana siga sin control?**

## BIOLOGÍA DE LA CONSERVACIÓN

### Razas locales y bancos de semillas

Las razas locales son poblaciones locales de plantas que han sido cuidadosamente seleccionadas por los agricultores durante cientos o incluso miles de años. Estas poblaciones pueden localizarse a lo largo de toda el área geográfica o sólo en un valle o montaña concretos. Mediante la selección, cada raza local ha llegado a poseer determinados alelos que facilitan un crecimiento y reproducción positivos en un área específica. Con frecuencia, los alelos confieren resistencia frente a determinadas enfermedades o agentes herbívoros. La constitución genética de una raza local puede, además, facilitar una adaptación a las condiciones climáticas locales o dar origen a un alimento que responde a los gustos locales. Dado que la agricultura moderna tiende a los monocultivos (cultivar una o pocas variedades de una especie en grandes extensiones), las razas locales se han visto ignoradas, por la que muchas han llegado a extinguirse.



Aspecto de un banco de semillas.

La conservación de las razas locales es una importante función de los bancos de semillas. Estos bancos almacenan semillas de diferentes variedades vegetales naturales y agrícolas. Las semillas obtenidas de la misma especie en diferentes lugares geográficos pueden resultar diferentes genéticamente, y los bancos de semillas ayudan a evitar la pérdida de estas diferencias. La conservación de la diversidad genética de las poblaciones vegetales locales es particularmente importante en el caso de las plantas de cultivo. Para las especies vegetales amenazadas, las semillas conservadas en un banco son una forma de garantía contra la extinción.

El «Laboratorio Nacional de Reserva de Semillas de Estados Unidos» se encuentra en Fort Collins, Colorado. En las instalaciones se almacenan en seco, a −18 °C, 1,5 millones de muestras de todo el mundo, o se conservan en nitrógeno líquido a −196 °C. Cada muestra permanece útil durante 20-50 años, y se comprueba y sustituye con regularidad. En 2000, se inauguró el «Banco de Semillas del Milenio» en Gran Bretaña, consagrado a la protección de las especies amenazadas. Para el año 2010, sus instalaciones acogerán las semillas de más de 24.000 especies. Otros tantos bancos de semillas en todo el mundo almacenan colecciones de germoplasma localmente valioso.

Es de especial importancia proteger los bancos de semillas durante los períodos de inestabilidad política. En 2002, durante la guerra de Afganistán, el banco de semillas afgano fue arrasado por saqueadores que tiraron las semillas al suelo y se llevaron los contenedores de plástico y cristal en los que se guardaban.



2. **Contrasta la estructura por edades de una población estable con la de una población con un crecimiento rápido.**
3. **¿Qué son las variedades de cultivo AR?**
4. **¿Qué es el control integrado de plagas?**
5. **¿Qué significa alimentarse de «un nivel inferior de la cadena trófica»?**

# Impacto humano en los ecosistemas

La mayoría de las personas nunca han visto un ecosistema que la actividad del propio ser humano no haya perturbado. El ser humano cambia la apariencia física de los ecosistemas, así como los tipos de organismos que los habitan. Perturbamos el flujo natural de energía en los ecosistemas cambiando la distribución y cantidad de componentes abióticos, como el agua y los minerales. También introducimos nuevos agentes bióticos y abióticos, generalmente nocivos.

## La presencia y actividad de las grandes poblaciones humanas vulneran los ecosistemas

Inevitablemente, los visitantes de un Parque Nacional tienen un efecto adverso en los ecosistemas de éste. Hacer caminatas por un sendero desgasta la vegetación y suelo superficiales, y convierte el sendero en un reguero para el agua, incrementando así la pérdida de agua y la erosión. La contaminación del aire debida a los automóviles, vehículos de recreo y autobuses altera el crecimiento de los líquenes y plantas. En las carreteras, se mata a los animales. Los bienintencionados turistas dan de comer a las ardillas, aves y ciervos, acostumbrándolos a depender de su generosidad para alimentarse. Los carnívoros de gran tamaño, anteriormente una parte del ecosistema, se retiran o se reducen en número para la seguridad del visitante. Como resultado, la población de herbívoros aumenta, y algunas especies vegetales se ven amenazadas o son incluso eliminadas.

Los efectos de la actividad humana en un área natural, como un Parque Nacional, se controlan en su mayoría y suelen ser reversible. Por desgracia, representan sólo un nimio ejemplo de los dañinos efectos de las poblaciones humanas sobre los ecosistemas naturales. En el resto de esta sección, examinaremos diez facetas en las que las actividades humanas han tenido un impacto negativo considerable en los ecosistemas.

### *Supresión de incendios*

Hasta el siglo XX, los incendios forestales eran un factor abiótico normal en numerosos ecosistemas. Los humanos comenzaron a suprimir los incendios forestales no sólo para salvar la madera comercial económicamente valiosa, sino también para proteger las casas y otras propiedades. Durante décadas, esta política ha sido la pauta en la mayoría de los países. Cuando se permite que el fuego prenda, éste libera nutrientes ligados y crea un mosaico de hábitats diversos para las plantas herbáceas, los árboles y los animales. En un mosaico semejante, los incendios futuros no causan una destrucción masiva. Por el contrario, los incendios forestales que tienen lugar tras años de supresión suelen ser muy destructivos. Por ejemplo, entre 1734 y 1900, en la cuenca de Tolan Creek del *Bitterroot National Forest* de Montana se produjeron 23 incendios forestales de diversas magnitudes. En los 100 años posteriores a 1900 no se produjo ninguno debido a la supresión de incendios. Como resultado, el bosque se tornó uniforme y denso, con una cantidad considerable de combustible para el fuego. En el verano de 2000, un incendio provocado por un rayo hizo arder el 40% de la cuenca. En 1988, también se produjeron incendios de dimensiones considerables por todo el Parque Nacional de *Yellowstone*, ya que los incendios naturales habían sido suprimidos en el parque durante largos años.

### *Explotación de la madera*

El 80% de los bosques originales de la Tierra ya han sido devastados o divididos en fragmentos. Para obtener un rendimiento sostenible de las áreas forestales, las operaciones de tala han de programarse para permitir el nuevo crecimiento. En otras palabras, si los árboles requieren de 100 años para alcanzar la madurez, debería talarse entonces el 1% de un bosque maduro o menos cada año. Desgraciadamente, la demanda de madera del mundo actual excede lo que podemos suministrar con una producción sostenible, por lo que, en muchas áreas, los recursos forestales se recolectan más rápido de lo que crecen. Por ejemplo, en los bosques húmedos de la zona templada del Pacífico noroeste, la madera comercial ha sido sobreexplotada, lo que ha dado lugar a montañas desnudas y a la pérdida del empleo de las personas de las comunidades forestales, que es sustituido sólo en parte por el turismo de los pocos Parques Nacionales del área.

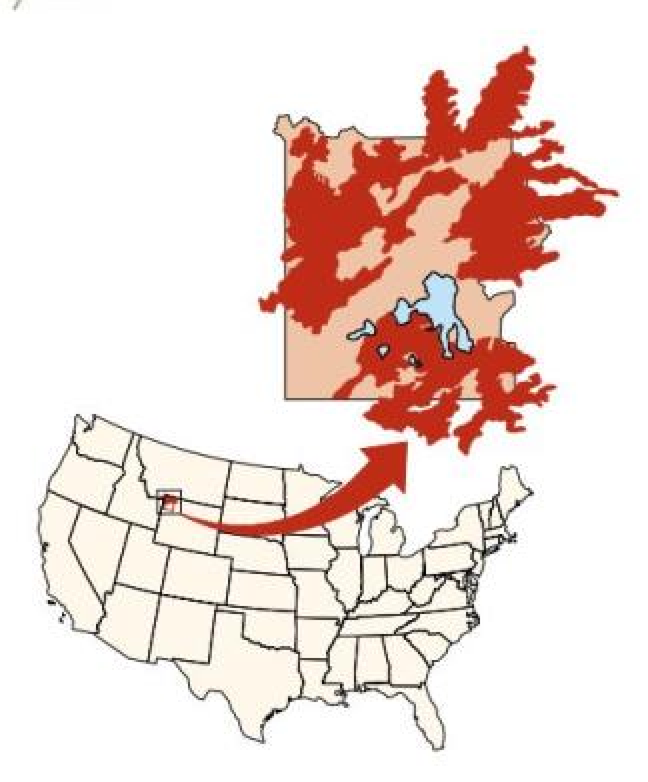




**Figura 26.4.** **Incendios en el Parque Nacional de *Yellowstone*, EE. UU.**

En 1988, numerosos incendios quemaron un 45% de las 900.000 hectáreas del parque. Algunos proyectos de investigación están monitorizando la sucesión secundaria, que conducirá a la recuperación de estas áreas.

Incluso si se siguen las prácticas que permiten un rendimiento sostenible, los bosques de crecimiento secundario son diferentes a los bosques primarios o vírgenes. Si la corteza y las hojas no se devuelven al suelo, el contenido en nutrientes del suelo se reduce, lo que da lugar a un crecimiento más lento de los bosques secundarios, así como a un menor rendimiento. Además, el complejo ecosistema de un bosque virgen es difícil de restablecer. Los científicos que estudiaron los niveles superiores de los bosques de píceas en la Isla de Vancouver descubrieron numerosos microhábitat que favorecían el crecimiento de líquenes, musgos y hepáticas, así como de las especies animales complementarias (Figura 26.5). En tal estudio, encontraron 300 especies nuevas de artrópodos en sólo uno de los microhábitat. Aparentemente, estos microhábitat no se regeneran en las cubiertas de los bosques de crecimiento secundario, independientemente del tiempo que éstos hayan tardado en crecer.

La deforestación debida a los incendios forestales y a la explotación maderera provoca un incremento del 30%-



**Figura 26.5.** **Trabajo en las alturas.**

Los investigadores utilizan escaleras, redes de mango largo y calzado seguro para estudiar la diversidad biológica en las ramas superiores de esta pícea.

40% de las aguas de escorrentía en la Tierra. Los efectos incluyen derrumbamientos, erosión del suelo, inundaciones, enlodamiento de los ríos y lagos, lo que provoca la muerte de peces y la disminución del agua potable. La pérdida de determinados nutrientes del suelo se incrementa de 4 a 60 veces.

## *Agotamiento del suministro de agua*

Cerca de la mitad de la población estadounidense obtiene agua de fuentes subterráneas denominadas *acuíferos*. Estas enormes reservas pueden almacenar agua durante miles de años. Los acuíferos pierden agua debido a la construcción de manantiales y pozos, por parte del hombre, y la reciben cuando las precipitaciones se filtran a través del suelo y las rocas, y penetra en las reservas subterráneas. No obstante, muchos acuíferos están experimentando una pérdida neta de agua por el hecho de que se bombea más agua hacia el exterior de la que se repone. Tomemos como ejemplo el Acuífero de *High Plains*, que se extiende por debajo de ocho estados del medio-oeste de Estados Unidos (Figura 26.6). Actualmente, el agua está siendo extraída a un ritmo unas 10.000 veces mayor que el de reposición del acuífero. En algunas áreas, entre 1950 y 1980, el nivel del agua en el acuífero descendió más de 30 metros, y entre 1980 y 1994, descendió otros 12 metros. En Texas, donde, en el año 2050, la población podría duplicarse, el agua del acuífero se bombea hacia Dallas, Houston y otras ciudades. Hoy en día, numerosos agricultores del medio-oeste consideran ya que la irrigación es muy costosa debido al incremento del coste en el bombeo de agua hacia el exterior.

El agotamiento de los acuíferos no es algo que sólo afecte a Estados Unidos; por ejemplo, en Yemen, en el Medio Oriente, el acuífero que proporciona agua a la capital, Sana'a, y a los terrenos colindantes desciende unos 6 metros cada año, y en 2010 se habrá agotado. Para entonces, el gobierno tendrá que producir agua dulce procedente de la desalinización del agua marina, un proceso caro, o resituar la ciudad.

Debido a la escasez de agua, actualmente la mayoría de los países del Medio Oriente importan entre un 40% y un 90% de cereales. En el noreste de África, una grave escasez de cereales azota Egipto, Etiopía y Sudán. Para mantener una población creciente, que se espera alcance los 264 millones en 2025, estos países han de incrementar la producción agrícola utilizando agua del Nilo, que fluye a través de las tres naciones. Los países que se encuentran corriente arriba pueden ejercer un gran control sobre el

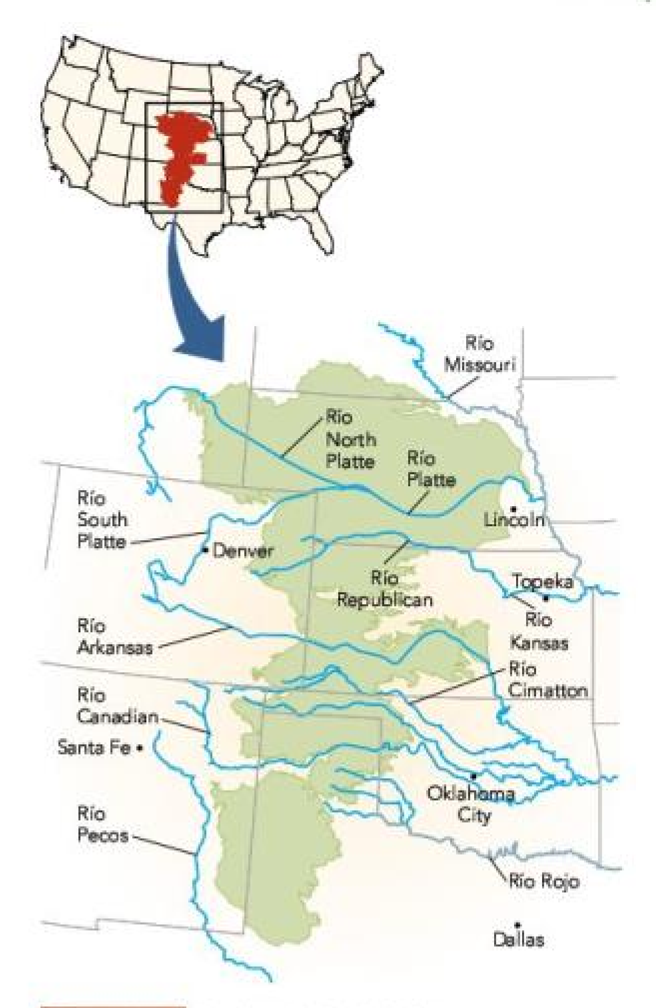



**Figura 26.6.** **Acuífero de *High Plains*.**
Esta vasta reserva subterránea proporciona cerca del 30% de las aguas subterráneas utilizadas para la irrigación en EE. UU.

río, pero la posición geográfica es tan sólo un aspecto de una realidad política compleja. La escasez de agua para la agricultura y las ciudades será causa de muchas disputas políticas futuras.

Cerca de un 40% de los alimentos mundiales proceden de aproximadamente el 17% de tierra agrícola irrigada. El 70% del agua dulce global disponible ya se utiliza en la agricultura. Extraemos tanta agua de los ríos, que muchos ríos grandes, como el Nilo, el Colorado, en el Sudeste de EE. UU., y el Amarillo, en China, se secan antes de alcanzar el mar.

El suministro mundial de agua dulce podría emplearse de manera más eficaz si las plantas se trataran con In-

geniería genética para una menor transpiración. Asimismo, se gastaría mucha menos agua si se llevaran a cabo cinco simples prácticas de irrigación:

- Uso de riego por goteo. Al hacer llegar el agua a las plantas, pero no al suelo circundante, el riego por goteo puede reducir el uso de agua en un 30-70%, al tiempo que se incrementa el rendimiento de los cultivos en un 20-90%.
- Uso de riego por aspersión eficaz. En los *High Plains* de Texas, los aspersores han aumentado la eficacia de la irrigación en un 90%, y el rendimiento, en un 10-15%.
- Irrigación nocturna. Durante la noche se pierde menos agua por evaporación gracias a las bajas temperaturas.
- Mejora de los canales de irrigación. Al impedir las fugas y el exceso de irrigación, tales mejoras han disminuido significativamente el uso de agua en varios estudios.
- Reutilización de las aguas residuales. En Israel, el 65% de las aguas residuales domésticas se reutilizan para la irrigación. En 1998, en Texas, 115 condados reutilizaron 610 millones de litros de aguas residuales por día. En los condados de Lubbock y Amarillo, se recicló la suficiente agua como para cubrir las necesidades de 100.000 personas.

## *Contaminación del agua*

En la actualidad, más de 1.000 millones de personas carecen de acceso a agua potable segura. Para que su uso en el consumo humano sea seguro, el agua ha de estar libre de organismos causantes de enfermedades, así como de sustancias tóxicas, y debería tener una concentración baja de sales disueltas (menos de 500 partes por millón, a tenor de diversos expertos en salud). Algunas de las sales de los suministros de agua dulce proceden de procesos naturales, como la absorción de sales del suelo y de las rocas en los ríos. Las sales adicionales proceden de la actividad humana, incluida la fertilización de los campos agrícolas y la recogida y tratamiento de desechos humanos y animales. Por ejemplo, en el río Colorado, la mitad de las sales presentes son naturales, mientras que la otra mitad se debe a la actividad humana. En el nacimiento de las aguas, en el «Parque Nacional de las Montañas Rocosas» en Colorado, el río Colorado contienen casi 50 ppm de sales disueltas. En el punto donde el río entra en México, el nivel de salinidad ha aumentado hasta superar los 1.200 ppm, un nivel tóxico para la mayoría de los animales y plantas.

La producción humana de fertilizantes sintéticos y el cultivo de vegetales fijadores de nitrógeno han duplicado la cantidad de nitrógeno fijado (nitrato, nitrito y amonio) disponible en la Biosfera. El ser humano produce nitrógeno fijado artificialmente tanto para fertilizantes como para servir de base para la mayoría de los explosivos convencionales. Al final, una cantidad considerable de este nitrógeno termina en cuerpos acuáticos, donde estimula el crecimiento de algas y bacterias.

La descarga de desechos no tratados de humanos y animales domésticos en los ecosistemas acuáticos también estimula el crecimiento de algas y bacterias, además de introducir organismos causantes de enfermedades. Aunque las plantas de tratamiento de aguas residuales pueden eliminar los riesgos para la salud que suponen estas aguas, muchas regiones del mundo carecen del tratamiento adecuado. El 90% de las aguas residuales de Asia no están tratadas.

Históricamente, las personas han creído que los ríos eran algo así como lugares de vertido gratuitos donde descargar los desechos y los subproductos químicos industriales no deseados. Casi todas las personas viven corriente abajo de otras, por lo que los efectos de tal vertido se magnifican a medida que el río fluye hacia el océano. Corriente abajo, muchos ríos se encuentran ahora muy contaminados para un consumo humano seguro o, incluso para la irrigación. La «zona muerta» en el Golfo de México es una región del tamaño de Nueva Jersey, donde la mayoría del oxígeno disuelto ha sido retirado por las bacterias que descomponen las algas muertas. Las algas provienen de la «floración» causada por las aguas de escorrentía cargadas de fertilizantes procedentes de las zonas agrícolas del medio-oeste, que se incorporan al río Mississippi.

## *Contaminación del aire*

La contaminación del aire era ya un factor de la Biosfera mucho antes de que el ser humano evolucionara. Numerosos ciclos naturales introducen en la atmósfera otras moléculas aparte del oxígeno, nitrógeno y dióxido de carbono. No obstante, la actividad humana ha variado el equilibrio natural en dos sentidos. En primer lugar, la quema de combustibles fósiles (carbón, petróleo y gas natural) ha incrementado de manera notoria la concentración de contaminantes tóxicos. En segundo lugar, el ser humano ha introducido una amplia variedad de moléculas que o bien no existían o eran muy escasas en la Tierra antes de la civilización humana. El monóxido de cloro (ClO), que contribuye a la destrucción del ozono, es una muestra.

El dióxido sulfúrico ($SO_2$) es el mayor contribuyente a la contaminación del aire. Las fuentes naturales, como los volcanes, la meteorización de las rocas y la actividad química de las bacterias son responsables de cerca del 60% de la producción de $SO_2$. El ser humano produce el 40% restante con la quema de combustibles fósiles. Cada año, los países industrializados del mundo liberan mucho más de 90.000 kilogramos de azufre. Los vegetales cercanos a las fuentes de emisión de azufre mueren en el acto. Se puede monitorizar un daño grave en cientos de kilómetros en la dirección del viento desde estas fuentes, y el daño global se produce cuando los gases contaminantes se mezclan con el resto de la Atmósfera. Como aprendimos en el Capítulo 19, los líquenes son unos indicadores de la contaminación del aire especialmente buenos, pues absorben de él una parte sustancial de minerales y agua.

Los incendios forestales liberan a la atmósfera sustancias tóxicas, como el $SO_2$, el dióxido de nitrógeno y el monóxido de carbono. En 1997, unos extensos incendios forestales en Indonesia originaron una nube tóxica que cubrió una vasta región del Sudeste Asiático. Los incendios, que fueron provocados por personas que querían deforestar terreno para sus plantaciones y otras formas de agricultura, se extendieron con rapidez hacia el bosque circundante en medio de una sequía provocada por El Niño. La nube y las cenizas afectaron a la salud humana y animal, redujeron la productividad primaria de los organismos fotosintéticos de toda la región y aumentaron la contaminación de las aguas superficiales cuando finalmente llegaron las lluvias.

El ozono es un gas atmosférico minoritario, pero es importante porque protege la superficie terrestre de la radiación ultravioleta (UV) inductora de las mutaciones. En la Atmósfera superior, la radiación solar produce ozono ($O_3$) a partir del oxígeno molecular ($O_2$). La concentración normal de ozono en la atmósfera exhibe un equilibrio entre las tasas de producción y destrucción. No obstante, los contaminantes, como los clorofluorocarbonos (CFCs), disminuyen la concentración de ozono en la atmósfera superior. La descomposición de los CFCs inducida por la luz produce ClO, que cataliza la destrucción del ozono. En consecuencia, la misma molécula de ClO puede provocar la destrucción de muchas moléculas de ozono. Los CFCs fueron muy utilizados en un tiempo como propelentes en los frascos de aerosol y como refrigerantes en los aires acondicionados y los frigoríficos. Aunque la producción de CFCs está prohibida en muchos países, estos compuestos siguen utilizándose en algunos otros.

Hasta la fecha, la disminución del ozono en la atmósfera ha sido notable, particularmente sobre la Antártida, aunque un descenso global en la concentración de ozono no debe de estar muy lejano (Figura 26.7). A medida que la concentración de ozono desciende, una mayor cantidad de radiación UV llega a la superficie terrestre. Los vegetales exhiben una variada sensibilidad a la radiación UV. Las células epidérmicas de algunos vegetales, en especial de los tropicales y alpinos, la refractan de manera bastante efectiva. En otras plantas, la radiación UV puede inducir mutaciones, inhibir la fotosíntesis y el crecimiento, y reducir la productividad. Cerca de la mitad de nuestras plantas de cultivo parecen verse afectadas de forma negativa por el aumento de la exposición a la radiación UV, mientras que la otra mitad parece mantenerse relativamente intacta.

La contaminación del aire suele suprimir las precipitaciones. Todas las partículas en la Atmósfera sirven como centros de formación de gotas de lluvia. La contaminación del aire añade muchas partículas pequeñas a la Atmósfera, provocando la formación de infinidad de diminutas gotas de lluvia que caen, pero se evaporan antes de tocar tierra. Dado que la cantidad de precipitaciones es un factor abiótico determinante esencial de la naturaleza de los ecosistemas, el efecto de la contaminación del aire podría tener una repercusión significativa en la Biosfera.

## *Calentamiento global*

La quema extensiva de combustibles fósiles ha contribuido enormemente al calentamiento global, debido al

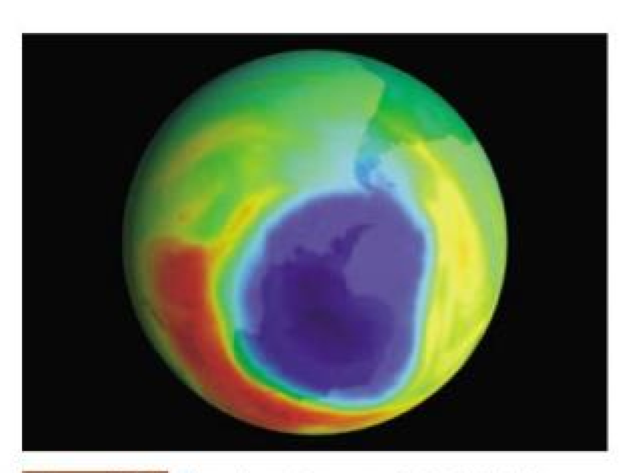


**Figura 26.7.** **El agujero de ozono de la Antártida.** La cantidad de ozono en la Atmósfera superior se expresa en unidades Dobson (UD). Los valores normales varían entre 250 y 500 UD. El agujero de ozono se define como el área con menos de 220 UD, representada con los colores azul y violeta en esta imagen de satélite obtenida en octubre de 1998.

efecto invernadero (Capítulo 9). Los gases de efecto invernadero que retienen la energía térmica en la atmósfera incluyen vapor de agua, dióxido de carbono, óxido nitroso, metano y ozono. El óxido nitroso absorbe 320 veces el calor que absorbe el dióxido de carbono, frente a las 25 veces del metano. Por consiguiente, pequeñas concentraciones de óxido nitroso y metano acarrean efectos invernadero considerables. La mayor parte del óxido nitroso procede de la acción de las bacterias del suelo. Las cuatro mayores fuentes de metano son: la acción bacteriana de los humedales, la producción y el uso de combustibles fósiles, la digestión de animales herbívoros como las vacas y el cultivo de arroz en los arrozales, con cantidades significativas de descomposición bacteriana.

Los científicos han comenzado a advertir de graves perturbaciones en los ecosistemas por culpa del calentamiento global. Por ejemplo, en Gran Bretaña, la primera floración de 385 especies vegetales se produjo con una media de 4,5 días de anterioridad durante la última década del siglo pasado con respecto a las anteriores; lo que se traduce en primaveras más tempranas e inviernos más cortos. En Washington DC, un estudio de las especies vegetales realizado durante 30 años demostró que el 89% florecía antes, con una media de 2,4 días. Las investigaciones en mariposas y aves han revelado que el hábitat de muchas especies se está desplazando hacia los polos, un indicativo de que las regiones templadas se están calentando.

En 1997, la Convención Marco de Naciones Unidas sobre Cambio Climático adoptó el Protocolo de Kyoto, que limita la producción neta de dióxido de carbono y otros gases de efecto invernadero de los países industrializados. También en 1997, Estados Unidos produjo 5.500 kilogramos de dióxido de carbono por habitante, en comparación con los 290 kilogramos de La India. Como las plantas absorben el dióxido de carbono de la atmósfera durante la fotosíntesis, la reforestación es un método que puede emplearse para reducir la producción neta de gases invernaderos. En 2003, 113 países ratificaron el Protocolo de Kyoto, y otros 17 que participaron en la convención, incluido Estados Unidos, no lo hicieron.

## *Lluvia ácida*

La lluvia normal es ligeramente ácida, y su pH es de cerca de 5,5 debido al dióxido de carbono que contiene. Varios compuestos de azufre y nitrógeno, producidos casi exclusivamente por la quema de combustibles fósiles, que se disuelven con facilidad en las gotitas de agua de la Atmósfera, hacen que las precipitaciones sean más ácidas. En Estados Unidos, la mayor parte de la lluvia ácida cae en el Noreste (Figura 26.8), debido a la contaminación del aire generada por las industrias regionales, así como la contaminación que transportan los vientos dominantes del oeste. Gran parte del noreste recibe precipitaciones con un pH medio de 4,5 o inferior, esto es, al menos diez veces más ácido que una precipitación normal. La lluvia ácida disminuye la resistencia de las plantas a las plagas de insectos y a las enfermedades, y altera la composición de especies de los lagos y corrientes al reducir el pH de estos cuerpos de agua.



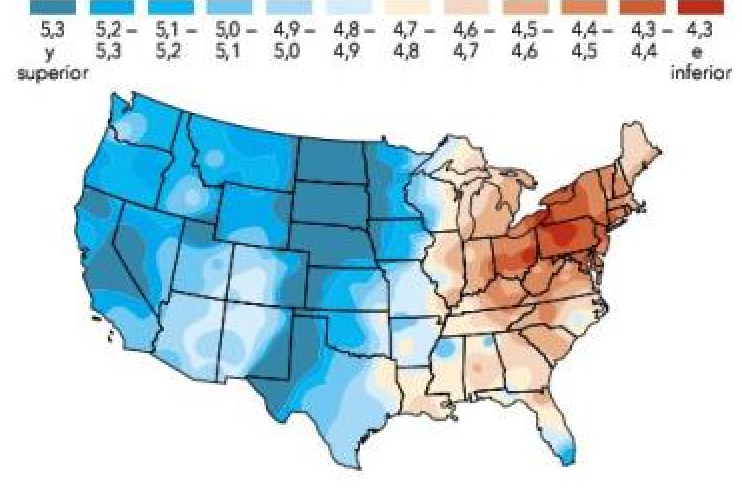




**Figura 26.8. Lluvia ácida en Estados Unidos.** Como muestra este mapa de 2001, la lluvia más ácida de los 48 estados cae en el noreste.

## *Especies exóticas*

El movimiento y comercio globales del ser humano son responsables de la introducción planeada y accidental de miles de especies a nuevas localizaciones. En sus nuevos hogares, estas especies se identifican como *especies exóticas* o alóctonas. Las que se adaptan con facilidad a su nuevo medio y causan un daño medioambiental o económico significativo se consideran invasoras. Las plantas invasoras disminuyen la producción de cultivos al competir por el agua, la luz y los minerales, y al interferir con las cosechas. Ninguno de los biomas terrestres está exento de especies exóticas. Hoy en día, Norteamérica presenta un 20% más de especies vegetales de las que tenía en 1492. En Florida, cerca del 30% de las plantas son exóticas. En el *Great Smoky Mountains National Park*, 400 de las 1.500 especies de plantas vasculares del parque son exóticas, y 10 están clasificadas como invasoras peligrosas. De acuerdo con los cálculos del gobierno estadounidense, en 2001, el daño provocado por especies exóticas ascendió a 125.000 millones de dólares (102.190 millones de euros) (*véase* el cuadro *El fascinante mundo de las plantas* en la página siguiente).

Un ejemplo de una planta exótica invasora es el cardo ruso (*Salsola kali*) (Figura 26.9). Probablemente fuera introducido en el oeste de Estados Unidos en la década de 1800 de manera accidental, con sus semillas como intrusas entre las de lino o trigo en los paquetes que traían los inmigrantes europeos. El cardo ruso es una planta anual que forma una mata grande y esférica. La mata muere a finales de verano, se separa de las raíces y es transportada por el viento como una «hierba rodante», esparciendo miles de semillas a su paso. Esta adaptación permitió al vegetal extenderse rápidamente por el oeste y el medio-oeste de Estados Unidos. A principios de la década de 1900, el cardo ruso se había convertido en un protagonista tan popular del oeste americano como los propios vaqueros. El cardo ruso es resistente a las sequías y eficaz en la extracción de nitrógeno del suelo. Compite particularmente bien en los campos con plantas de cultivo, que requieren de más agua y fertilizantes en su presencia. La planta exótica crece lo suficiente como para ensombrecer muchos cultivos, reduciendo la fotosíntesis, además de ser huésped de plagas de insectos como la cícada de la remolacha, que es el vector del virus del enrollamiento de las hojas en la remolacha azucarera, el tomate y otros tantos cultivos. Aunque el cardo ruso no es importante como planta agrícola, se utilizó como alimento para el ganado y recibió el nombre de «*Hoover Hay*»[1], durante la sequía que precedió y acompañó a la Gran Depresión en el país.



**Figura 26.9.** Cardo ruso.

El cardo ruso es una planta exótica con un método de dispersión de semillas único que involucra a todo el individuo.

## *Fragmentación de los hábitats*

Los hábitats naturales se rompen en pequeños fragmentos debido a la agricultura, la selvicultura, la minería, la urbanización y las obras públicas, como las autopistas. Recordemos del Capítulo 25 que, con frecuencia, los fragmentos de hábitats, denominados *parches*, no albergan las comunidades que son fielmente representativas del hábitat original. Por ejemplo, en los fragmentos de los bosques tropicales, los árboles grandes mueren a un ritmo mayor que los pequeños, aunque tanto los árboles grandes como los pequeños presentan el mismo índice de mortalidad en el interior de las selvas no fragmentadas. El índice de mortalidad incrementado de los árboles grandes en los fragmentos forestales pequeños se debe al aumento de la exposición a vientos turbulentos y a trepadoras leñosas parásitas, así como a una mayor escasez de agua. Todos estos factores están asociados con el crecimiento cerca de los bordes de los fragmentos.

Los fragmentos de hábitat suelen ser muy pequeños para sustentar a depredadores de gran tamaño, como los pumas, que se desplazan por grandes distancias en busca de alimento y pareja. Cuando estos depredadores no están presentes, la población de herbívoros aumenta, lo que supone una desventaja para las poblaciones vegetales. Este tipo de situación ha sido estudiada tomando como ejemplos las poblaciones de lobo y de alce en el *Isle Royale National Park*, en Michigan. Los hábitats de gran tamaño permiten que las poblaciones sean lo suficientemente grandes

[1] Literalmente, «heno de Hoover», en referencia al que fuera presidente de Estados Unidos entre 1929 y 1933, Herbert Hoover.

EL FASCINANTE MUNDO DE LAS PLANTAS

## Kudzú

*Pueraria montana*, o kudzú, es una planta exótica invasora que cubre 3 millones de hectáreas en Estados Unidos hasta el norte, a la altura de Pensilvania. Miembro de la familia del guisante, el kudzú es una parra trepadora, semileñosa, perenne, nativa de Asia. La planta fue introducida en Estados Unidos en 1876, cuando se mostró en el Pabellón Japonés de la Exposición Centenaria de Filadelfia. Durante los años de la depresión de la década de 1930, se plantó kudzú en todo el sur de Estados Unidos para reducir la persistente erosión del suelo. Fue también promocionado como cultivo forrajero para el ganado que restauraba la fertilidad del suelo gracias a su asociación con bacterias fijadoras del nitrógeno.

En Estados Unidos, el kudzú no se topa con plagas o enfermedades y crece rápidamente, 30 centímetros por día, cuando las condiciones son óptimas. Las carnosas raíces de reserva pesan hasta 180 kilogramos. El vegetal florece a finales de verano y produce vainas marrones, aplastadas y vellosas, cada una de las cuales contiene entre tres y diez semillas duras. En el sur del país, el kudzú crece bien en suelos perturbados, alrededor de las lindes de bosques y arboledas, y a lo largo de los arcenes de las carreteras. Elimina árboles y otros vegetales aplastándolos con su peso o bloqueándoles la luz para la fotosíntesis. En muchas áreas, ha cubierto por completo campos y construcciones. En 1972, el Departamento de Agricultura estadounidense declaró el kudzú mala hierba.

El coste de apenas intentar controlar el kudzú es elevado. Sólo las compañías eléctricas gastan más de 2 millones de dólares (1.630.000 euros) al año para controlar esta plaga exótica. Los herbicidas pueden matar el vegetal, pero es necesario realizar aplicaciones durante 4-10 años. Existe incluso un herbicida que hace crecer a la planta más rápido! Se han investigado varias vías de control como alternativa a los herbicidas. En Asia, se han descubierto un escarabajo que se alimenta de hojas y una especie, *Fenusa pusilla*, que se alimenta sólo de kudzú; así como dos clases de gorgojo que se alimentan exclusivamente de la parra. Por otra parte, se ha identificado al menos un hongo patógeno que ataca al kudzú.

La historia del kudzú en Estados Unidos es una muestra excelente de los problemas que pueden surgir cuando se introduce una especie en una nueva área y se le permite establecerse. Además, ilustra las numerosas dificultades que pueden aparecer cuando se intenta controlar una especie exótica una vez que ésta se ha consolidado en la zona.






El kudzú invade una cabaña abandonada en Georgia, EE. UU.; invierno, primavera, mediados del verano y principios del otoño.

como para evitar la deriva genética y que posean la complejidad de especies necesaria para mantener los hábitats. En algunos casos, los fragmentos de hábitat conectados por pasillos pueden funcionar de manera efectiva como hábitats mayores.

## *Extinción*

Durante el siglo séptimo a. C., los griegos descubrieron que el laser (*Silphium*), un vegetal de la gigantesca familia del hinojo, podía utilizarse como agente controlador de la natalidad. A los 40 años de este descubrimiento, el laser era difícil de encontrar en la naturaleza por recogerse excesivamente. Una especie emparentada (*Ferula asafoetida*) se convirtió en un sustituto menos efectivo. El laser fue empujado a la extinción, mientras que *F. asafoetida* sobrevivió y es ahora fuente de un condimento para la salsa Worcestershire.

Se calcula que entre un 15% y un 20% de todas las especies vegetales se extinguirán en el próximo cuarto de siglo. Casi 1.000 especies de árboles están en grave peligro. Las tasas de extinción más elevadas se localizan en las selvas tropicales, que poseen el mayor número de especies por unidad de área. Las selvas tropicales están siendo destruidas vertiginosamente por la búsqueda de productos forestales y por la creación de terreno agrícola.

Los biólogos han identificado 25 «puntos calientes» en todo el mundo donde la biodiversidad es elevada y la extinción es imparable (Figura 26.10). Todas estas áreas son bosques tropicales o zonas de matorral secas. Aunque estos puntos calientes de la biodiversidad ocupan sólo un 6% del suelo de la Tierra, contienen hasta un 33% de las especies de plantas y vertebrados. También suelen ser áreas de denso poblamiento humano o de altos niveles de actividad humana. Los puntos calientes de la biodiversidad son regiones donde los proyectos de conservación tendrían el mayor efecto en la protección de especies.

Un punto caliente de la biodiversidad es Madagascar, un país insular cerca de la costa oriental de África (punto caliente número 9 en la Figura 26.10). La mayoría de las especies animales y el 81% de las especies vegetales de Madagascar son endémicas; es decir, no se encuentran en ningún otro sitio del Planeta. Actualmente, más del 90% de la isla ha sido deforestado, con drásticos efectos para el medio y para las personas que habitan en la isla. Los ecosistemas de ésta jamás podrán recuperarse, por un lado debido

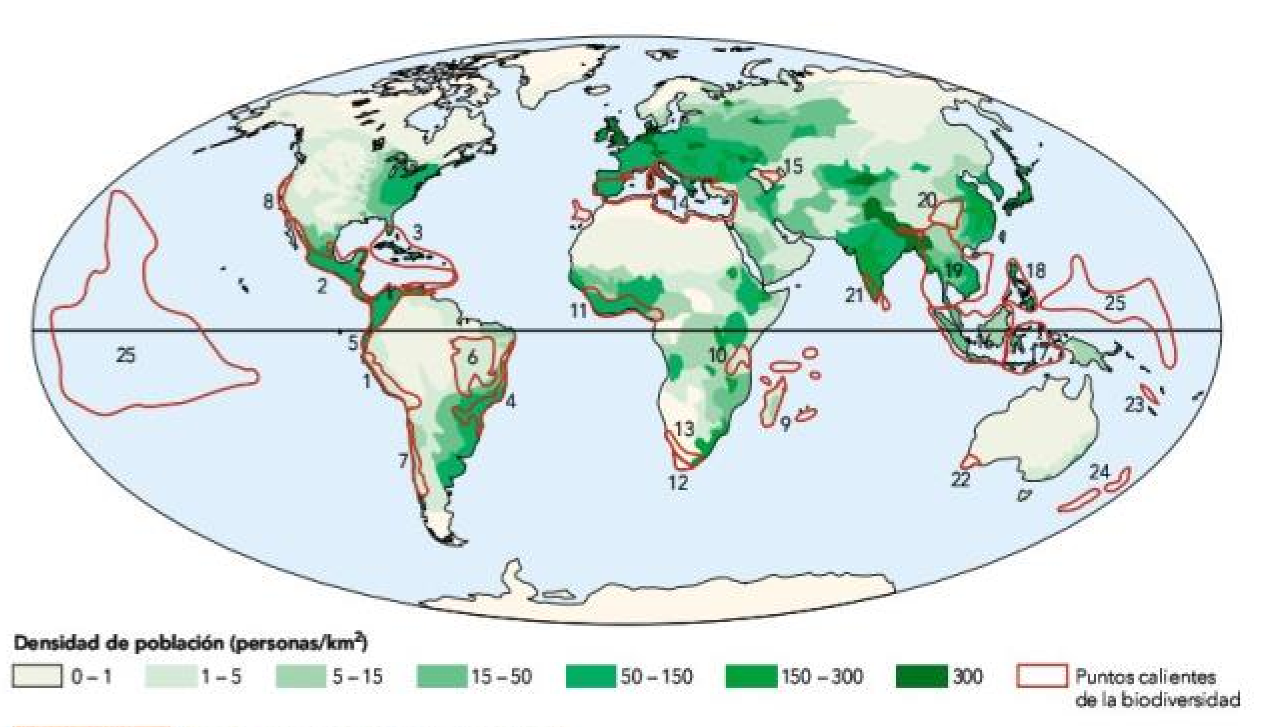



**Figura 26.10.** **Puntos calientes de la biodiversidad.**
Algunas de estas áreas de gran diversidad de especies se encuentran en regiones densamente pobladas por el ser humano.

el alcance y la intensidad de la destrucción del hábitat, y por otro por la abundante población humana del lugar.

En 2000, un equipo de científicos de ocho países identificó las cinco cusas más importantes en la disminución la biodiversidad global:

- Cambios en el uso de la tierra, en especial, la deforestación y la conversión de ecosistemas naturales en terreno agrícola.
- Cambios en los factores climáticos, incluidas las precipitaciones y la temperatura.
- El vertido de nitrógeno al agua, procedente principalmente de fertilizantes artificiales, desechos humanos y animales, y las emisiones de los vehículos de motor.
- Introducción de especies exóticas.
- Aumento de la concentración de dióxido de carbono atmosférico.

Es obvio que numerosas especies se extinguirán en las próximas décadas a menos que se adopten medidas severas. Muchas más especies están en peligro inminente por estar cerca de un crítico tamaño de población mínimo, con lo que el peligro de extinción se agrava considerablemente. Dos especies vegetales en esta situación son el ginseng americano (*Panax quinquefolius*) y el puerro silvestre (*Allium tricoccum*), ambos originarios de los bosques caducifolios del este de Norteamérica. El ginseng americano es muy apreciado como remedio herbal, y el puerro americano se utiliza en la cocina. La recolecta excesiva de estas plantas ha dado lugar a un descenso en muchas poblaciones naturales, y hasta la desaparición de algunas. Los modelos informáticos indican que una población de ginseng americano debe tener al menos 170 miembros, para sobrevivir, y una población de puerro silvestre debe tener entre 300 y 1.030. Relativamente pocas poblaciones naturales poseen el número mínimo, y además estas poblaciones suelen estar muy separadas entre sí. En consecuencia, el futuro de ambas especies en estado silvestre parece depender por completo de la acción humana.

## El sistema de información geográfica proporciona una nueva herramienta para registrar los cambios en un ecosistema

El *sistema de información geográfica* (SIG o GIS, por sus siglas en inglés) es un sistema informático que combina y analiza datos geográficos, como la topografía, el tipo de suelo, la temperatura, las precipitaciones, el tipo de vegetación, las carreteras y la densidad de población. Cada conjunto de datos se muestra en un mapa, y los mapas son entonces dispuestos gráficamente en capas, uno sobre el otro, para crear un mapa multidimensional. Por ejemplo, el mapa generado por SIG de la Figura 26.11 combina los datos de la vegetación natural, el tipo de substrato rocosos, y la localización de áreas protegidas en Madagascar.

Los biólogos de la conservación utilizan el SIG para monitorizar los ecosistemas, para ayudar a planificar la gestión de recursos naturales y para estudiar la diversidad de especies y los cambios ambientales a lo largo del tiempo. Asimismo, el SIG se ha convertido en una fuente esencial que ayuda a los biólogos consagrados al estudio de las especies amenazadas y en peligro a evaluar las áreas críticas para la protección de la Tierra.

Como ejemplo de la aplicación del SIG en la Biología de la conservación, tomemos la historia reciente de la orquídea más rara de Norteamérica, *Isotria medeoloides* (Figura 26.12). Esta orquídea puede alcanzar los 25 centímetros de altura en suelos ácidos o en bosques secos y caducifolios, donde los árboles tienen entre 45 y 80 años de edad. La fragmentación del hábitat, la explotación por parte de los recolectores de plantas, además de otros factores, han contribuido a un descenso en la población de esta especie. Algunos investigadores evaluaron zonas de Maine y New Hampshire donde crecía *I. medeoloides*, registraron el tipo de suelo, la inclinación del terreno y el resto de la vegetación de cada una de las zonas. A continuación, utilizaron el SIG para crear un mapa que mostrara estas zonas, así como otras donde podría localizarse la planta. La conservación de estas zonas ha originado un resurgir de las poblaciones de *I. medeoloides*. En 1996, el estatus federal del vegetal se cambió de encontrarse en peligro a estar amenazado, un paso en la dirección correcta hacia la conservación de las especies vegetales.

El SIG está cambiando la forma en la que las personas ven el mundo. Está convirtiendo los mapas de imágenes planas en modelos digitales tremendamente interactivos, preparados para responder a importantes cuestiones de investigación. Con la ayuda de la tecnología del SIG, la Ecología y la conservación de las plantas han tomado un rumbo enérgico hacia la preservación de los hábitats y las especies.

### Repaso de la sección

1. **¿Qué problemas ocasiona la supresión de los incendios forestales naturales en los medios forestales?**
2. **¿Qué son los acuíferos y cómo les influye su uso por parte del ser humano?**
3. **¿Cómo afecta la contaminación del aire a la cantidad de precipitaciones y a su pH?**

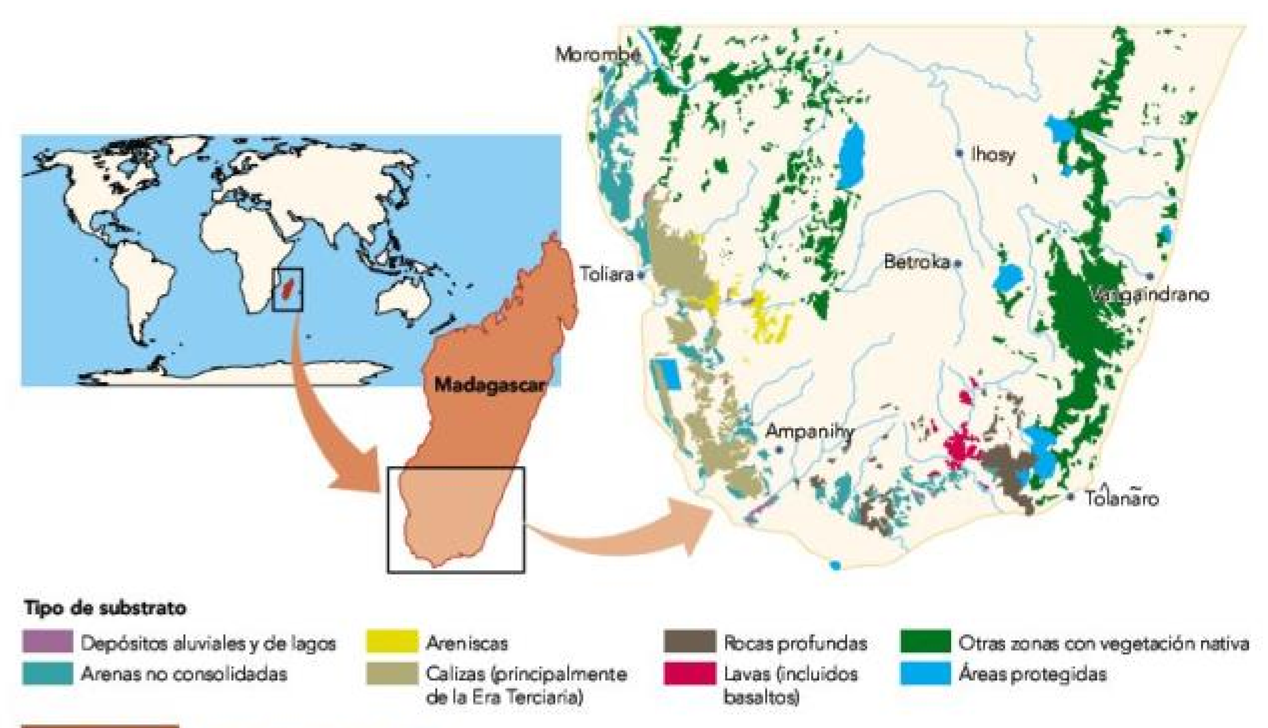



**Figura 26.11.** **Mapa generado por SIG.**
Este mapa del sur de Madagascar muestra las zonas donde se conservan plantas nativas en diferentes tipos de substratos rocosos. Muy pocas de estas zonas se encuentran dentro de áreas protegidas, las cuales aparecen representadas en color azul.



**Figura 26.12.** ***Isotria medeoloides.***
La tecnología del SIG ayudó a alejar a esta extraña orquídea de la lista de especies en peligro.

4. **¿Qué es un punto caliente de la biodiversidad?**
5. **¿Qué es el SIG, y cómo puede ayudar a los biólogos de la conservación a proteger las especies que se encuentran en peligro?**

# El futuro

Uno de los objetivos de los estudios de la Biología de la conservación es disminuir el impacto general de la actividad humana en el mundo natural. Los biólogos de la conservación trabajan también para desarrollar futuras políticas que conservarán la diversidad y mantendrán muestras sustanciales de los biomas naturales del mundo. El éxito de dichas políticas depende de nuestro entendimiento de la Ecología y del impacto humano en los ecosistemas.

## El futuro de la interacción humana con los ecosistemas puede basarse en un escenario pesimista u optimista

Si la población humana continúa creciendo al ritmo actual o superior, un escenario pesimista es más que probable. En estas condiciones, la población pronto alcanzará su capacidad de carga en términos de recursos esenciales, como el agua dulce, los alimentos y un lugar apropiado donde vivir. Millones de personas en los países en desarrollo viven ya por debajo de las condiciones de capacidad de carga, con

dietas inadecuadas, agua no potable, atención médica insuficiente y viviendas deficientes. Las consideraciones políticas posiblemente continúen dividiendo el mundo en los países que tienen y los que no, que compiten por una base de recursos siempre decreciente. El aumento de la contaminación en la Atmósfera y en los océanos disminuirá la calidad de la vida en todo el mundo. Los ecosistemas naturales, que existieron en la Tierra durante millones de años, serán reemplazados totalmente por los paisajes transformados por el ser humano. Las pandemias de enfermedades humanas descontroladas serán cada vez más comunes.

Los escenarios optimistas dependen de la estabilización de la población, del aumento de la producción de alimentos, del descenso de la contaminación del aire y el agua, y de la mayor conservación de los recursos renovables. La estabilidad política mundial y la cooperación entre países serían también factores clave para la estabilización o mejora de los hábitats. La conservación y restauración de los ecosistemas lograría un estatus prioritario en todo el mundo. Los estudios de la Dinámica de los ecosistemas (Capítulo 25), la Ecología del paisaje y la Biología de la conservación adquirirían una mayor preponderancia.

## Lograr el escenario optimista implicaría un notable cambio en la tendencia actual

La estabilización y la posterior reducción de los efectos del ser humano en el Planeta precisarían de una serie de cambios. Uno de los más importantes es que los combustibles fósiles y la madera tendrían que reemplazarse por fuentes de energía alternativas. Hasta 2003, hemos agotado la mitad de las reservas petrolíferas mundiales conocidas. Según los cálculos actuales, en 2050 las reservas restantes estarán agotadas en un 90%. Como el petróleo comienza a escasear, probablemente aumente el uso de otros combustibles fósiles, como la pizarra bituresinosa, el carbón y la turba, pero con un precio medioambiental muy caro. La obtención de estos combustibles implicaría una considerable destrucción de los ecosistemas, y el incremento del uso de reservas de carbón de menor calidad agravaría notablemente la contaminación del aire.

Las fuentes de energía alternativas necesitarían ser desarrolladas con mayor rapidez y en su totalidad, para así sustituir los menguantes suministros de combustibles fósiles. El viento, recogido en turbinas, y el agua, atrapada tras diques o en movimiento como resultado de las mareas oceánicas, pueden emplearse para generar electricidad. La energía solar es abundante y gratuita. Dado que los vegetales atrapan la energía solar en la fotosíntesis, sirven como fuente de energía. Potencialmente, cualquier materia vegetal puede prenderse para producir calor o fermentarse con levaduras para producir etanol (Capítulo 9), que ya se emplea como un aditivo reductor de la contaminación en la gasolina durante el invierno. Otros organismos fotosintéticos se están investigando como fuentes de hidrógeno, un combustible no contaminante que produce sólo agua cuando se prende (Capítulo 18).

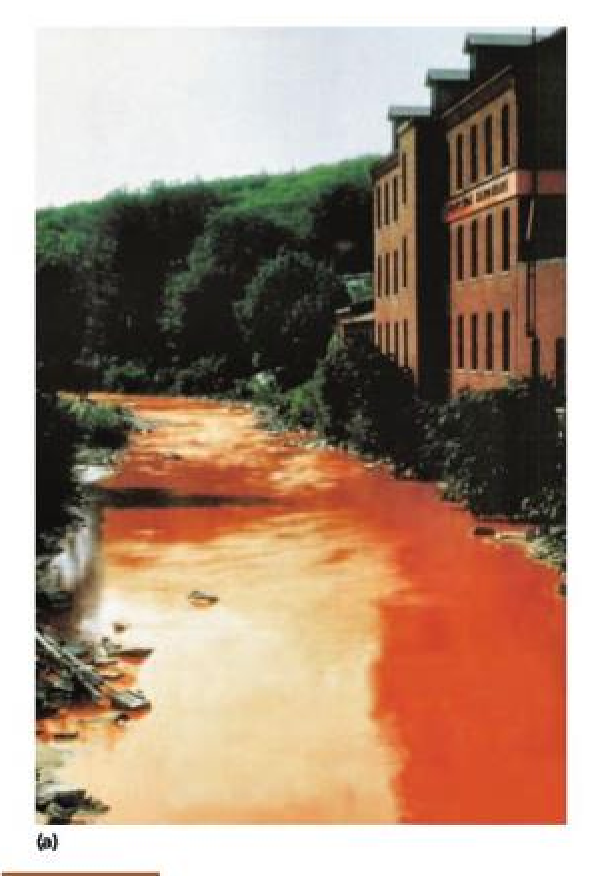
La contaminación del aire y del agua tendría que estabilizarse para posteriormente reducirse. Con respecto a la contaminación del agua, este cambio podría efectuarse, por una parte, con el uso reducido de combustibles fósiles, y, por otra, con la labor directa de limpieza de ríos y lagos (Figura 26.13).

Sería necesario además establecer áreas de conservación de mayor tamaño que las existentes en la actualidad, con el propósito de conservar los ecosistemas primarios de la Tierra. Existe una necesidad acuciante de instaurar dichas áreas en las selvas tropicales, donde se localiza la mayor diversidad vegetal. Probablemente las áreas multiuso, donde se ha permitido una cierta cantidad de actividad humana (como la selvicultura, la minería y el pastoreo), no sean compatibles con este fin. El acceso humano a las zonas naturales protegidas se permitiría, aunque se regularía estrictamente.

La tala de árboles tendría que ser sometida a un estricto plan de producción sostenible en las áreas consagradas al crecimiento de árboles para su explotación. La Biotecnología vegetal podría ser útil para incrementar el rendimiento de estos árboles. Semejante plan aumentaría considerablemente el coste de estos productos madereros, además de reducir su disponibilidad. Como resultado, el papel para empaquetar y los periódicos serían seguramente elementos de interés histórico, y el reciclado de la madera y los productos madereros se convertiría en una actividad esencial. Los ecosistemas forestales naturales intactos restantes habrían de mantenerse y, en algunos casos, ampliarse considerablemente.

La producción agrícola en las tierras existentes tendría que aumentar a través de prácticas como el policultivo, el CIP y el cultivo selectivo, aunque sin un aumento trascendente en el uso de fertilizantes, insecticidas o herbicidas. La Ingeniería Genética de vegetales de cultivo incrementaría el valor nutricional de éstos, así como su capacidad para crecer en suelos alterados y en presencia de lo que anteriormente se consideraron organismos causantes de enfermedades.

Sería preciso que se escribieran, firmaran y entraran en vigor tratados internacionales para regular la quema de


(a)

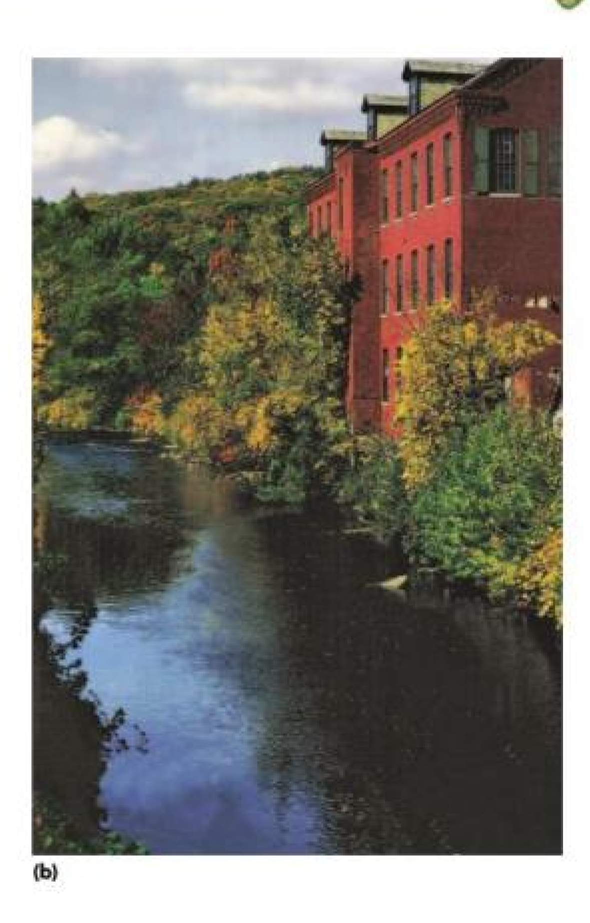

(b)

**Figura 26.13.** **Restauración de un río contaminado.**
(**a**) En 1960, el Río Nashua, en Massachussets, estaba contaminado por las aguas residuales y la tinta roja de las fábricas de papel. (**b**) En 1993, el río estaba limpio y se había repoblado de peces.

combustibles fósiles, la tala de árboles, la emisión de contaminantes industriales y la protección de los ecosistemas existentes. Las personas de todos los países habrían de ser educadas en la importancia de terminar con la destrucción de los ecosistemas y en los mecanismos por los que puede conseguir este objetivo. Debería alentarse y facilitarse la participación de los ciudadanos en la labor de disminuir el uso de combustibles fósiles, reducir e invertir la contaminación y restaurar los hábitats.

## Es necesario superar una serie de dificultades para invertir la tendencia actual de destrucción y modificación de ecosistemas

La falta de conocimiento sobre los procesos básicos en los ecosistemas y comunidades, así como sobre los efectos de la actividad humana en los ecosistemas y los hábitat, entorpece los planes de acción para la conservación. La Biotecnología proporciona un punto de partida para el entendimiento de los ecosistemas, ya que nos permite determinar el efecto de mutaciones puntuales determinadas en la bioquímica, fisiología y anatomía de los organismos (*véase* el cuadro *Biotecnología* en la página siguiente). La Genómica y la Proteómica pueden aportar información acerca de los cambios genéticos específicos y la ventaja selectiva o el inconveniente selectivo que otorgan a un individuo y, en última instancia, a una población.

El coste de las propuestas para limitar la destrucción de los ecosistemas sería astronómico, y los beneficios de tales intentos se verían a muy largo plazo, en un futuro distante. Los líderes políticos se eligen básicamente a tenor de sus promesas sobre las mejoras en el presente y el futuro inmediato. Por consiguiente, podría no haber una voluntad política de proponer y aplicar los cambios necesarios. La mayoría de los países se enfrentan a los problemas cuan-

BIOTECNOLOGÍA

## Recreación de mundos perdidos a través de la Genómica y la Proteómica

La premisa tras los libros y las películas *Parque Jurásico* y *El mundo perdido (Parque Jurásico II)* era que los mosquitos del Jurásico se alimentaban de la sangre de los dinosaurios, luego contenían dicha sangre en sus estómagos. Algunos de los mosquitos quedaron atrapados en resina de árboles, que se endureció, fosilizó y se convirtió en ámbar. Millones de años después, los científicos extrajeron la sangre de dinosaurio de los mosquitos en ámbar, aislaron los glóbulos blancos de la sangre y extrajeron el ADN de los mismos. A continuación, utilizaron el ADN para crear zigotos, que se convirtieron en dinosaurios. Los segmentos ausentes de ADN de dinosaurios se reemplazaron con genes de organismos actuales. El problema de esta premisa es que el ADN fosilizado suele estar tan dañado que determinar la secuencia de nucleótidos original sería probablemente imposible.

Sin embargo, la Biotecnología moderna sugiere otra visión que podría hacerse realidad con el tiempo. Como continúan recopilándose datos de la Genómica y la Proteómica, pronto tendremos bibliotecas que detallen los cambios bioquímicos, fisiológicos, morfológicos y de conducta provocados por un gran número de mutaciones puntuales. Los científicos, que ya conocen los efectos fenotípicos de miles de mutaciones puntuales (polimorfismos de un solo nucleótido) en *Arabidopsis*, comienzan ahora a identificar las proteínas específicas para las que codifican los genes mutados y los efectos bioquímicos de algunas de estas mutaciones. Numerosos polimorfismos de un solo nucleótido tienen enormes efectos fenotípicos. Por ejemplo, las mutaciones puntuales en el gen *cin* hacen que las plantas de *Arabidopsis* desarrollen hojas redondeadas y arrugadas, en vez de planas y alargadas. El gen *cin* codifica para una proteína que interrumpe el ciclo celular, lo que da lugar a la división y elongación de ciertas células foliares. La proteína pertenece a una familia de proteínas vegetales que funcionan como factores de transcripción, proteínas que se unen al ADN e influyen en la actividad de otros genes (Capítulo 13).

Ya que cada vez hay más secuencias de genomas de organismos determinados, será necesario que existan programas informáticos que manejen la inmensa cantidad de datos que se generan. La Bioinformática, que es la ciencia que analiza dichos datos, será capaz de realizar predicciones rigurosas de los efectos biológicos de cambios específicos en la secuencia de nucleótidos según se recopilen más datos.

Con el uso del cultivo de tejidos vegetales, tenemos la tecnología para recrear especies vegetales extintas, en aquellos casos en los que la extinción sea lo bastante reciente como para encontrar la materia vegetal suficiente conservada con ADN. Una máquina que pueda utilizar la secuencia de nucleótidos completa para generar una «imagen» fenotípica del organismo completa es fácilmente imaginable en un futuro. Con el tiempo, los programas informáticos serán capaces de determinar las secuencias de genomas necesarias para replicar cualquier número de organismos extintos hace mucho tiempo, o hipotéticos, con características concretas. Por ejemplo, podemos imaginar un programa que pudiera analizar, con rapidez, todas las posibilidades por las que una acumulación de mutaciones puntuales dio paso a la evolución de las hepáticas a partir de las algas verdes! Los científicos pueden probar la fiabilidad de estos programas utilizando ejemplos de la evolución y la especiación ocurridos recientemente, como la evolución de las plantas $C_4$ a partir de las plantas $C_3$.

Puesto que los organismos fotosintéticos están en la base de prácticamente toda cadena alimenticia, simplemente producir dinosaurios, mamuts lanudos o tigres de dientes de sable no será suficiente para asegurar la supervivencia de los ecosistemas extintos recreados. Será igual de importante, si no más, reproducir los vegetales extintos. Los científicos podrían ser capaces de recrear los primeros vegetales terrestres, así como los gigantescos árboles licófitos del Período Carbonífero.



Un paisaje de finales del Jurásico.

do éstos son inmediatos y graves, en lugar de prevenir las catástrofes futuras. Es necesario reemplazar la historia de la gestión de las crisis por un plan para evitarlas.

La diversidad biológica existente necesita protegerse tanto en la naturaleza como en la agricultura. La reducción de las tasas actuales de extinción y fragmentación de ecosistemas es un objetivo que no tiene un final definido. En parte, esto se debe a nuestra incapacidad para predecir con exactitud los cambios causados por factores abióticos específicos, como una cierta concentración de gases de efecto invernadero. También refleja la falta de consenso acerca de los niveles aceptables de contaminación y de destrucción de los ecosistemas, dados los recursos disponibles y los efectos previstos en todo el mundo.

## Es importante establecer modelos de éxito en la promoción de la restauración de ecosistemas

Numerosos ciudadanos y líderes políticos están interesados en la conservación de los ecosistemas, pero no saben cómo proceder. La concienciación pública sobre la importancia de los organismos fotosintéticos, en la Biosfera, y la interacción de los factores bióticos y abióticos, en los ecosistemas, suele ser limitada. No obstante, se pueden utilizar modelos de conservación y de la estabilización de los ecosistemas efectivos y bien promocionados con el fin de aumentar esta concienciación.

El «Servicio de Parques Nacionales de EE. UU.» y su sistema de parques y monumentos nacionales, así como otros lugares, ha servido como modelo de conservación para otros países. Este Servicio gestiona 33,8 millones de hectáreas, de las cuales, aproximadamente el 60% se encuentra en Alaska. La mayor parte de las tierras del Servicio se dedican a la conservación de los ecosistemas tal y como eran antes de la llegada de los europeos a Norteamérica. Con todo, muchos Parques Nacionales son seguramente demasiado pequeños para proteger adecuadamente las comunidades y ecosistemas que contienen. Pese a su popularidad entre el público, el Servicio de Parques Nacionales de EE. UU. está profundamente endeudado, y la mayoría de los Parques Nacionales están en declive, aunque el número anual de visitantes aumenta regularmente. Tanto la extensión como los fondos de este Servicio de Parques Nacionales precisan un aumento[1].

La mayoría de los países restantes cuentan con una parte de su tierra protegida dentro de alguna categoría, aunque el grado de protección varía considerablemente. Los Parques Nacionales de muchos países son como los bosques nacionales de Estados Unidos, en los que muchas actividades contraproducentes para la conservación de los ecosistemas, como la tala, la minería, la cacería, se permiten y se impulsan dentro de los límites del parque.

En unos pocos casos, países vecinos han formado o están en pleno proceso de formación de Parques Nacionales en ambos lados de una frontera compartida, para proteger un ecosistema que se extiende por ella. El *Glacier National Park*, en Montana, y el *Waterton Lakes National Park*, en Alberta, son una muestra (Figura 26.14). Más al sur de Estados Unidos, el *Big Bend National Park*, en Texas, y dos áreas protegidas de México, Maderas del Carmen en Coahuila y el Cañón de Santa Elena en Chihuahua, son «compañeros en la protección» del Desierto de Chihuahua. Algún día, puede que estas dos áreas de México estén completamente definidas como Parques Nacionales.

Debido a la enorme afluencia de visitantes y los pocos fondos con que cuentan, los Parques Nacionales pueden no ser el mejor ejemplo de una manera efectiva de proteger las áreas naturales. En Estados Unidos, el «Sistema Nacional de Conservación de Áreas Silvestres», creado en 1964 por el Congreso del país, conserva 42 millones de hectáreas en 628 áreas desérticas. Las actividades comerciales, el acceso motorizado y las infraestructuras están estrictamente restringidos dentro de estas zonas, y suele haber más limitaciones en el número de visitantes a los que se permite el acceso. Algunas «áreas silvestres» se encuentran dentro de parques o bosques nacionales.

Las agencias federales estadounidenses que protegen las áreas naturales cooperan con los sistemas estatales y locales, y con las agencias de conservación privadas. Una de estas agencias es *The Nature Conservancy*, una asociación sin ánimo de lucro, fundada en 1951 por un pequeño grupo de científicos que decidieron pasar a la acción directa para salvar las áreas naturales amenazadas. El objetivo principal de esta asociación es comprar las zonas que, si están protegidas, conservarán los hábitats clave y en peligro necesarios para mantener la biodiversidad de una región. Actualmente, *The Nature Conservancy* protege 6 millones de hectáreas en otros países. Con frecuencia, transfiere las tierras adquiridas a otras agencias de protección, incluido el Servicio de Parques Nacionales. En algunas regiones, *The Nature Conservancy* está involucrada en la restauración de hábitats. Por ejemplo, en 1998 adquirió un rancho de 13.000 hectáreas en las *Osage Hills* de Oklahoma, donde estableció la

[1] La financiación de los Parques Nacionales, tanto en España como en otros países europeos, corre a cargo de los fondos públicos, que tienden a garantizar su presupuesto adecuado para sus fines conservacionistas.


(a)


(b)

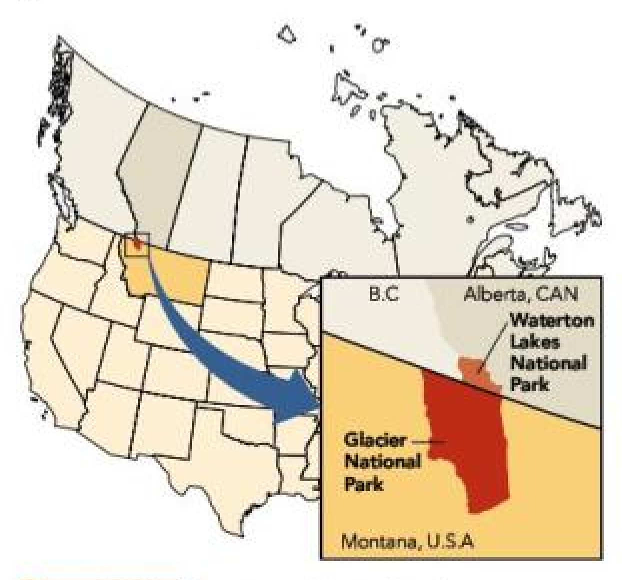



**Figura 26.14.** Un parque internacional.

(a) El *Glacier National Park*, en Estados Unidos, y (b) El *Waterton Lakes National Park*, en Canadá, se combinaron en 1932 para formar el primer parque internacional del mundo.

*Tallgrass Prairie Preserve*, con el fin de recrear una pradera de gramíneas altas donde los bisontes y los incendios fueran de nuevo componentes normales del ecosistema.

Muchos estados tienen ahora leyes que permiten a los individuos poner sus tierras en fideicomiso, para que obtengan un rendimiento financiero de éstas sin destinarlas al desarrollo o pagar impuestos sobre la propiedad excesivos. Esto es un ejemplo de un programa que proporciona un incentivo económico para acciones que conservan los ecosistemas.

## Repaso de la sección

1. **Describe un escenario pesimista de las interacciones humanas futuras con los ecosistemas.**
2. **¿Qué cambios en las fuentes de energía, las áreas de conservación y la tala de árboles tendrían que hacerse para conseguir un escenario optimista?**
3. **Enumera los problemas que deberían solventarse para invertir la actual destrucción de los ecosistemas.**
4. **¿A qué fin están consagradas la mayor parte de las tierras del Servicio de Parques Nacionales de EE. UU.?**



# RESUMEN

## Crecimiento de la población humana

**La población humana aumenta de manera exponencial (pág. 625)**

La población humana ha estado creciendo de manera exponencial, durante los últimos siglos, y podría exceder los 10.000 millones en 2050. En gran parte del mundo en desarrollo, la población ha alcanzado ya la capacidad de carga. Aunque algunos países cuentan con índices de natalidad cercanos o incluso inferiores a los de mortalidad, otros presentan índices de natalidad elevados y una gran fracción de la población en la edad reproductiva o por debajo de ella.

**La producción creciente de alimentos abarcará vegetales modificados genéticamente, prácticas de mejoramiento de cultivos y sistemas de distribución de alimentos más eficientes (págs. 625-628)**

Entre las décadas de 1940 y 1960, la revolución verde dio lugar al desarrollo de variedades de trigo, maíz y arroz de alto rendimiento, lo que permitió a los países incrementar la producción alimenticia para seguir el ritmo del crecimiento de la población. El futuro aumento de este rendimiento probablemente provenga de los vegetales de Ingeniería genética, que poseen una mayor resistencia a las enfermedades y plagas; una mayor tolerancia a las alteraciones del suelo; una mayor diversidad genética de los cultivos; prácticas de policultivo, como la rotación y el intercultivo; el CIP, y la organización local de la producción de alimentos.

## Impacto humano en los ecosistemas

**La presencia y actividad de las grandes poblaciones humanas vulneran los ecosistemas (págs. 629-638)**

La supresión de los incendios forestales durante muchos años ha desencadenado incendios más destructivos. La tala ha destruido o fragmentado el 80% de los bosques originales de la Tierra y contribuye a una aparición cada vez más frecuente de lodos, erosión del suelo, inundaciones y el aterramiento de ríos y lagos. El abuso del agua ha disminuido el nivel de agua en muchos acuíferos, pero la puesta en práctica de técnicas de irrigación, como el riego por goteo o la reutilización de las aguas residuales, podría hacer que el uso del agua fuera más eficaz. El vertido de desechos no tratados de humanos y de animales domésticos es una fuente importante de contaminación del agua; muchas regiones del mundo carecen de un tratamiento de aguas adecuado. La quema de combustibles fósiles y la emisión a la atmósfera de moléculas que no existían o eran escasas en la Tierra antes de la civilización humana han empeorado la contaminación del aire. Contaminantes, como los clorofluorocarbonos, disminuyen la concentración de ozono en la atmósfera superior. La quema de combustibles fósiles ha contribuido también al calentamiento global debido al efecto invernadero y a la lluvia ácida. La introducción de especies exóticas provoca un daño medioambiental y económico grave, debido en parte a la reducida producción de cultivos. La fragmentación de los hábitats naturales por la agricultura, la selvicultura y otras actividades humanas origina cambios en la estructura de la comunidad. Un aumento de la tasa de extinciones, especialmente en las selvas tropicales, está causando una disminución de la biodiversidad global.

**El sistema de información geográfica proporciona una nueva herramienta para registrar los cambios en un ecosistema (págs. 638)**

El sistema de información geográfica (SIG) combina y analiza datos geográficos, como la topografía, el tipo de suelo y la densidad de población, en mapas multidimensionales. Los biólogos de la conservación pueden utilizar estos mapas para monitorizar los ecosistemas y planear la gestión de recursos naturales.

## El futuro

**El futuro de la interacción humana con los ecosistemas puede basarse en un escenario pesimista u optimista (págs. 639-640)**

En un escenario pesimista, la población humana pronto alcanzará su capacidad de carga, el aumento de la contaminación del aire y del agua disminuirá la calidad de vida en todo el mundo, los ecosistemas naturales serán reemplazados por paisajes artificiales y las pandemias de enfermedades no controladas serán más comunes. En un escenario optimista, la población humana se estabilizará, la contaminación del aire y del agua disminuirá, la producción de alimentos y el uso de recursos renovables aumentará y la conservación y restauración de ecosistemas tendrán un estatus preponderante.

**Lograr el escenario optimista implicaría un notable cambio en la tendencia actual (págs. 640-641)**

Lograr un escenario así necesitará de la sustitución de los combustibles fósiles y la madera por fuentes de energía alternativas; de la reducción de la contaminación del aire y el agua; del establecimiento de áreas de conservación mayores; de la tala de árboles dentro de un estricto plan de productividad sostenible; del incremento de la producción agrícola a través de prácticas como el policultivo, el CIP y la Ingeniería genética, y de la educación de las personas acerca de la importancia de terminar con la destrucción de los ecosistemas.

**Es necesario superar una serie de dificultades para invertir la tendencia actual de destrucción y modificación de ecosistemas (págs. 641-643)**

La carencia de conocimientos acerca de cómo afecta la actividad humana a los procesos de los ecosistemas entorpece los planes de conservación. Los intentos de limitar la destrucción de ecosistemas serían muy caros, y la mayoría de los beneficios deriva-

dos de ellos se advertirían a muy largo plazo. El objetivo de invertir las tasas actuales de extinción y, de fragmentación y destrucción de los ecosistemas no tiene un final definido.

**Es importante establecer modelos de éxito en la promoción de la restauración de ecosistemas (págs. 643-644)**
El sistema de Parques Nacionales y otros lugares administrados por el Servicio de Parques Nacionales estadounidense ha servido de modelo de conservación para otros países. Las agencias privadas de conservación, como *The Nature Conservancy*, también trabajan para mantener la biodiversidad conservando hábitats claves. Las leyes estatales que permiten a los individuos poner sus tierras en fideicomiso proporcionan un incentivo económico para las acciones destinadas a la conservación de los ecosistemas.

## Cuestiones de repaso

1. ¿Cómo afecta la estructura por edades de una población a los intentos de lograr el control de la población?
2. ¿Cómo puede el policultivo mejorar la producción de alimentos?
3. Aporta algunos ejemplos de agentes de control biológicos.
4. ¿Por qué el *Bitterroot National Forest* sufrió unos incendios forestales desastrosos en el verano de 2000?
5. Explica cómo se consigue la selvicultura sostenible.
6. ¿Qué cambio se está produciendo en el Acuífero *High Plains*, y cómo afecta dicho cambio a la agricultura en Estados Unidos?
7. El río Nilo fluye por tres países. ¿Cuáles? ¿Qué consecuencias políticas tiene esta situación geográfica?
8. ¿Qué porcentaje de los alimentos del mundo procede de tierras agrícolas irrigadas? Enumera varias maneras para mejorar la eficacia de la irrigación agrícola.
9. ¿Por qué el ozono es un componente importante de la atmósfera superior?
10. ¿Por qué el cardo ruso se ha extendido tan rápido por el oeste de Estados Unidos?
11. ¿Cómo afecta la fragmentación de hábitats a la composición de comunidades?
12. ¿Por qué las áreas que conservan los hábitats naturales deberían ser grandes?
13. ¿Qué es *Silphium*? ¿Por qué se extinguió?
14. ¿Por qué Madagascar es considerado un punto caliente de la biodiversidad?
15. Enumera algunos componentes de un escenario optimista para la estabilización de los ecosistemas.

## Cuestiones para reflexionar y debatir

1. Muchos de los productos vendidos en Estados Unidos se fabrican en los países en desarrollo, donde los salarios son más bajos. Del mismo modo, las plantas alimenticias para la exportación se suelen cultivar en lugar de los vegetales para el consumo local. ¿Cómo sería el mundo si todas las personas recibieran al menos el salario mínimo que se paga en Estados Unidos?
2. Algunas personas han sugerido que todas las carencias de agua existentes podrían resolverse con una masiva desalinización del agua oceánica o trayendo icebergs de las regiones polares. ¿Cuáles son los puntos fuertes y débiles de este plan?
3. Dado el rápido agotamiento de las reservas de petróleo de la Tierra, ¿qué estrategia debería asumir tu país para el desarrollo de fuentes de energía alternativas? ¿Cómo pagarías para el desarrollo de estas fuentes?
4. ¿Deberían los Parques Nacionales tener propósitos y usos diferentes que las «áreas silvestres»?
5. Cuando el *Shenandoah National Park* fue creado, muchas familias perdieron sus tierras y fueron trasladadas a las afueras del parque. ¿Deberían los Gobiernos continuar expropiando a las personas para conservar ecosistemas importantes?
6. ¿Favorecerías un programa mediante el que los Parques Nacionales se ampliaran con la compra de las tierras colindantes? ¿Apoyarías dicho programa si para llevarlo a cabo se tuvieran que pagar un 1% del impuesto sobre la venta?
7. Los gobiernos federales y estatales poseen una cantidad de impuestos limitada para destinarla a asuntos medioambientales. Realiza una lista de prioridades sobre cómo crees que debería invertirse el dinero.
8. Utilizando la Figura 26.1 como punto de partida, y ampliando el eje horizontal hasta el año 2250, realiza un diagrama del modo en que crees que la población humana cambiará en los próximos 250 años, en los escenarios pesimista y optimista estudiados en este capítulo.

## Conexión evolutiva

¿Cuál crees que es hoy en día la fuerza más poderosa para el cambio evolutivo entre los vegetales de la Tierra: la selección natural o la selección artificial de manos de la actividad humana? Expón tus razones.

## Para saber más

Angier, Matalie, ed. *The Best American Science and Nature Writing 2002*. Nueva York: Mariner Books, 2002. Esta muy interesante e informativa antología presenta un abanico de estilos, desde convencional hasta controvertido. La escritura sobre la naturaleza en especial celebra la naturaleza salvaje y nos recuerda la importancia de cuidar de ella.

Crichton, Michael. *Parque Jurásico*. Barcelona: Nuevas Ediciones de Bolsillo, 2003. Si tienes oportunidad de leer el libro y ver la película, hazlo. A pesar de ser distintos, ambos son interesantes.

Crichton, Michael. *Parque Jurásico II: El mundo perdido*. Barcelona: Nuevas Ediciones de Bolsillo, 2003. Esta continuación de *Parque Jurásico* resultó ser igual de buena.

Ewing, Rex. *Power with Nature: Solar and Wind Energy Demystified*. Masonville, CO: Pixyjack Press, 2003. Una introducción muy amena e interesante a las fuentes de energía renovables.

Primack, Richard B. *Essentials of Conservation Biology* 3.ª ed. Nueva York: Sinauer Associates, 2202. Este excelente texto introductorio combina la teoría y la investigación con numerosos ejemplos.

Stone, Richard. *Mamut: la historia secreta de los gigantes del hielo*. Barcelona: Grijalbo Mondadori, 2002. La propuesta que presenta este libro es recrear el mundo del Pleistoceno del mamut, utilizando tejido de mamut congelado, encontrado casualmente en el Ártico. Esta propuesta tal vez podría funcionar.

Weddell, Bertie J. *Conserving Living Natural Resources: In the Context of a Changing World*. London: Cambridge University Press, 2002. Este libro es una introducción a la gestión de los recursos biológicos desde tres perspectivas posibles.

Weidensaul, Scott. *The Ghost with Trembling Wings: Science Wishful Thinking, and the Search for Lost Species*. Nueva York: North Point Press, 2002. Este libro recoge historias sobre lo que sucedería si una especie supuestamente extinta reapareciera.

Wilson, E. O. *El futuro de la vida*. Barcelona: Galaxia Gutenberg-Círculo de Lectores, 2002. El naturalista ganador del premio Pulitzer combina serias advertencias de las extinciones con interesantes historias y explica la relación entre la supervivencia de una especie determinada y la economía.

# Química básica*

## Materia

El concepto de **materia** engloba todo aquello que ocupa espacio y masa: este libro, los alimentos que ingerimos, el agua en la que nos bañamos, el oxígeno que respiramos. El estudio de la Química es básicamente el estudio de aquellas sustancias puras que denominamos **elementos químicos**, los cuales pueden aparecer en el universo solos o combinados de diversas maneras, y de cómo dichos elementos interactúan y varían en su composición.

Hasta el día de hoy, se han descubierto 112 elementos diferentes, de los cuales aproximadamente 88 aparecen de manera natural en la Tierra y los restantes se crean en el laboratorio. De estos elementos naturales, sólo unos pocos aparecen en su forma pura, como, por ejemplo, el hidrógeno, el oxígeno, el carbono, el nitrógeno, el oro, la plata y el cobre, mientras que los demás se encuentran combinados químicamente.

## Átomos

La partícula más pequeña de un elemento químico que puede existir conservando su composición única se denomina **átomo** (del griego *atomos*, que significa «indivisible»). Un átomo consta de una parte central, denominada **núcleo**, más tres tipos de partículas subatómicas, cada una de las cuales difiere en masa, carga eléctrica y localización dentro del átomo. Los **protones**, que poseen una carga eléctrica positiva o más, y los **neutrones**, que no poseen carga eléctrica y son neutros, se encuentran dentro del núcleo. Los **electrones**, que poseen una carga eléctrica negativa o más, forman una nube alrededor del núcleo (Figura A.1).

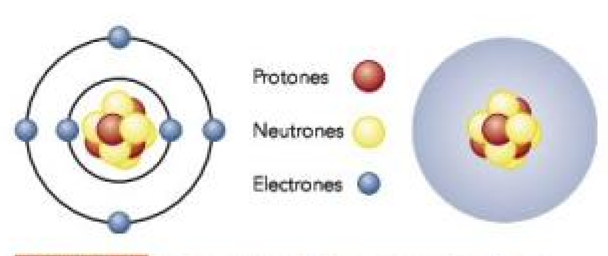



**Figura A.1.** Dos modelos de uso frecuente de un átomo de carbono (C).

**Tabla A.1 Estructura atómica de algunos elementos químicos frecuentes en los vegetales**

| Elemento | Símbolo químico | Número de protones† | Número de neutrones | Número de electrones | Número másico |
|---|---|---|---|---|---|
| Hidrógeno | H | 1 | 0 | 1 | 1 |
| Carbono | C | 6 | 6 | 6 | 12 |
| Nitrógeno | N | 7 | 7 | 7 | 14 |
| Oxígeno | O | 8 | 8 | 8 | 16 |
| Sodio | Na | 11 | 12 | 11 | 23 |
| Magnesio | Mg | 12 | 12 | 12 | 24 |
| Fósforo | P | 15 | 16 | 15 | 31 |
| Azufre | S | 16 | 16 | 16 | 32 |
| Cloro | Cl | 17 | 18 | 17 | 35 |
| Potasio | K | 19 | 20 | 19 | 39 |
| Calcio | Ca | 20 | 20 | 20 | 40 |
| Hierro | Fe | 26 | 30 | 26 | 56 |

† Número atómico

Para cada átomo, el número de protones y electrones es siempre el mismo. El número de protones en un elemento se denomina **número atómico**. El número combinado de protones y neutrones en un átomo es el **número másico**. La estructura atómica de algunos de los elementos más comunes en los vegetales se muestra en la Tabla A.1.

### Isótopos

Un átomo con el mismo número de protones, pero un número diferente de neutrones se denomina **isótopo**. Todos los isótopos de un elemento poseen el mismo número atómico, lo que significa que poseen el mismo número de electrones alrededor del núcleo. Además, como los isótopos del mismo elemento poseen el mismo número de protones y el mismo número de electrones, presentan las mismas propiedades químicas y físicas, aunque con algunas variaciones. Estas variaciones se atribuyen al número desigual de neutrones presentes en algunos átomos. Por ejemplo, aunque todos los átomos del mismo elemento, hidrógeno, poseen 1 protón (esto es lo que hace que el ele-

* Entre las fuentes de este Apéndice figuran los siguientes libros de texto publicados bajo el sello de *Pearson Education, Inc.*: Timberlake, *General, Organic & Biological Chemistry*, Addison Wesley, 2002; Marieb, *Essentials of Human Anatomy & Physiology*, 6.ª ed., Benjamin Cummings, 2003; y Campbell, *Biology: Concepts & Connections*, 4.ª ed., Benjamin Cummings, 2003.

mento hidrógeno sea hidrógeno y no otro), el número de neutrones puede variar de un átomo de hidrógeno a otro, cambiando consecuentemente el número másico. Por ejemplo, el isótopo ($^2H$), denominado deuterio (D), posee un neutrón, lo que hace que su masa sea cerca del doble de la de un átomo de hidrógeno común (en otras palabras, D es 1,998 veces más pesado). El número diferente de neutrones hace que la masa de estos átomos sea relativamente grande.

## Distribución y niveles de energía de los electrones

La mayor parte de la masa de un átomo se concentra en el núcleo, donde se encuentran los protones y neutrones. No obstante, el núcleo sólo representa una región pequeña del átomo. El espacio restante está virtualmente vacío, excepto por los electrones, en continuo movimiento y cargados negativamente (*véase* la Figura A.1). Este constante movimiento indica que los electrones poseen energía, aunque no todos tienen el mismo nivel. Los electrones de igual energía ocupan niveles denominados **capas** (Figura A.2). La capacidad de cada capa es diferente, así las capas más próximas al núcleo contienen el número más pequeño de electrones, cuya energía es también la menor. Los electrones en la capa más externa poseen la mayor cantidad de energía. Los niveles de energía se van llenando por orden, el primero antes que el segundo, el segundo antes que el tercero, y así sucesivamente. El primer nivel de energía (inferior) puede contener como mucho dos electrones. El segundo nivel de energía puede contener hasta ocho electrones, el tercero hasta 18, el cuarto hasta 32 (Tabla A.2). A medida que cada nivel se llena, otros electrones son impulsados a ocupar el siguiente nivel de energía. Los electrones más próximos al núcleo, debido a su carga negativa, son los más atraídos hacia la carga positiva de los protones dentro de él. Los electrones más lejanos no están tan atraídos hacia la carga positiva dentro del núcleo y, por ello, son más proclives a reaccionar químicamente con otros átomos.

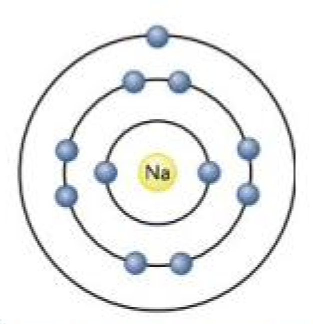



**Figura A.2.** Distribución de las capas de electrones en un átomo de sodio (Na).

**Tabla A.2 Distribución de las capas de electrones en algunos elementos frecuentes en los vegetales**

| Elemento | Símbolo | Número atómico | Número de electrones en la capa* 1 | 2 | 3 | 4 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Hidrógeno | H | 1 | 1 | | | |
| Carbono | C | 6 | 2 | 4 | | |
| Nitrógeno | N | 7 | 2 | 5 | | |
| Oxígeno | O | 8 | 2 | 6 | | |
| Sodio | Na | 11 | 2 | 8 | 1 | |
| Magnesio | Mg | 12 | 2 | 8 | 2 | |
| Fósforo | P | 15 | 2 | 8 | 5 | |
| Azufre | S | 16 | 2 | 8 | 6 | |
| Cloro | Cl | 17 | 2 | 8 | 7 | |
| Potasio | K | 19 | 2 | 8 | 8 | 1 |
| Calcio | Ca | 20 | 2 | 8 | 8 | 2 |
| Hierro ** | Fe | 26 | 2 | 8 | 16 | |

* Es importante recordar que el número atómico (número de protones) y el número total de electrones es igual para cada átomo.
** Se debe tener en cuenta que el hierro es el único elemento en esta lista que llena por completo su capa más externa.

# Moléculas y compuestos

Una molécula consta de conjunto de átomos unidos. Algunos elementos existen en forma molecular; por ejemplo, cada molécula de oxígeno está compuesta por dos átomos. Lo mismo sucede con el hidrógeno. Cuando un átomo de hidrógeno se combina con otro átomo de hidrógeno, obtenemos una molécula de hidrógeno, o $H_2$. Esta reacción química, es decir, el proceso o cambio químico, puede expresarse como:

$$H + H \rightarrow H_2$$

El **producto**, hidrógeno, se expresa utilizando su símbolo atómico a la izquierda, seguido de una flecha de reacción y el **reactivo**, $H_2$, a la derecha. Las reacciones químicas se estudian con más detalle al final de este Apéndice.

Si se combinan dos o más átomos de *diferentes* elementos, se forma un **compuesto**. Por ejemplo, una molécula de agua, o $H_2O$, se compone de dos átomos de hi-

drógeno y uno de oxígeno. Esta reacción química puede expresarse como:

$$2H + O \rightarrow H_2O$$

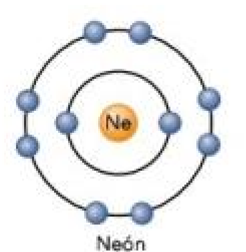
La anotación 2H a la izquierda indica que hay dos átomos no unidos, mientras que $H_2$ a la derecha indica que hay dos átomos de hidrógeno unidos a un átomo de oxígeno, para formar una molécula de agua.

### Compuestos orgánicos e inorgánicos

Todos los compuestos químicos pertenecen a dos clases. Los **compuestos orgánicos** contienen carbono. Dentro de esta clase, se encuentran los carbohidratos, lípidos, proteínas y ácidos nucleicos. Estos compuestos fueron señalados originariamente como *orgánicos* porque se creía que sólo podían ser formados por organismos vivos; dicha suposición se ha demostrado incorrecta. Salvo el gas dióxido de carbono ($CO_2$) y los carbonatos, que contienen carbonato cálcico y son tratados como compuestos de carbono, los **compuestos inorgánicos** carecen de carbono y con frecuencia están formados por moléculas más pequeñas, como el agua, las sales y muchos ácidos y bases.

## Enlaces químicos

Cuando los átomos se combinan con otros átomos, se establece una relación de energía o un enlace químico. Existen tres tipos de enlaces químicos que se estudian a continuación y que son de especial importancia para los organismos vivos, incluidos los vegetales. Los únicos electrones implicados en los enlaces son aquellos que se encuentran en la capa más externa, que se conoce como *capa de valencia*. Son los electrones de esta capa los que determinan cómo reacciona químicamente un átomo. Para formar un enlace químico, un átomo debe contener ocho electrones (un octeto) en su capa de valencia o compartir los electrones con otro átomo para llenar su capa de valencia. Esto es lo que se conoce como «Regla del 8» o «Regla del octeto». Si la capa de valencia se llena, se dice que el elemento es inerte o no reactivo químicamente; si la capa de valencia no se llena, el elemento es químicamente reactivo e interactúa con otros átomos, ganando, perdiendo o compartiendo electrones de esta forma para llenar sus capas de valencia (Figura A.3). Se puede afirmar que los átomos interactúan de una manera que permite que las capas de valencia se puedan llenar.



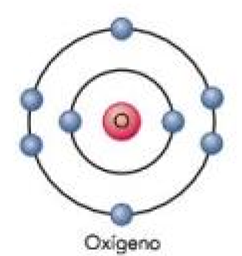



**Figura A.3.** Dos modelos que ilustran la distribución de electrones en capas para generar átomos químicamente inertes (izquierda) o reactivos (derecha).

Para llenar su capa de valencia, el oxígeno debe unirse con otro átomo.

### Tipos de enlaces químicos

#### *Iones*

Una forma de llenar una capa de valencia es transferir uno o dos electrones de un átomo a otro. Cuando se gana o pierde un electrón se originan átomos cargados denominados **iones**. Cuando un átomo pierde un electrón, su carga se convierte en positiva. Cuando un átomo gana un electrón, su carga se convierte en negativa. Los iones cargados positivamente se conocen como **cationes**, mientras que los iones cargados negativamente se conocen como **aniones**. El sodio (Na) y el cloro (Cl) son dos iones comunes que poseen cargas opuestas, lo que implica que se atraen mutuamente (Figura A.4). El resultado de la combinación de estos dos iones es el compuesto cloruro sódico (NaCl), que conocemos en nuestra vida diaria como sal de mesa. La atracción mutua entre estos dos tipos de iones se llama **enlace iónico**.

#### *Enlace covalente*

Cuando los átomos comparten uno o más pares de electrones, se forman **enlaces covalentes**. De esta forma, se llenan las capas de valencia externas de los átomos y ganan estabilidad. Un **enlace covalente simple** se forma cuando uno o más átomos comparten un par de electrones. Por ejemplo, un enlace covalente simple que une dos átomos de hidrógeno, cada uno con un único electrón, da lugar a una molécula de hidrógeno (Figura A.5a). Un **enlace covalente doble** se forma cuando dos o más átomos comparten dos pares de electrones, como se muestra en la Figura A.5b. Tal y como vimos en la sección anterior referida a compuestos, cuando dos o más átomos de un mismo ele-

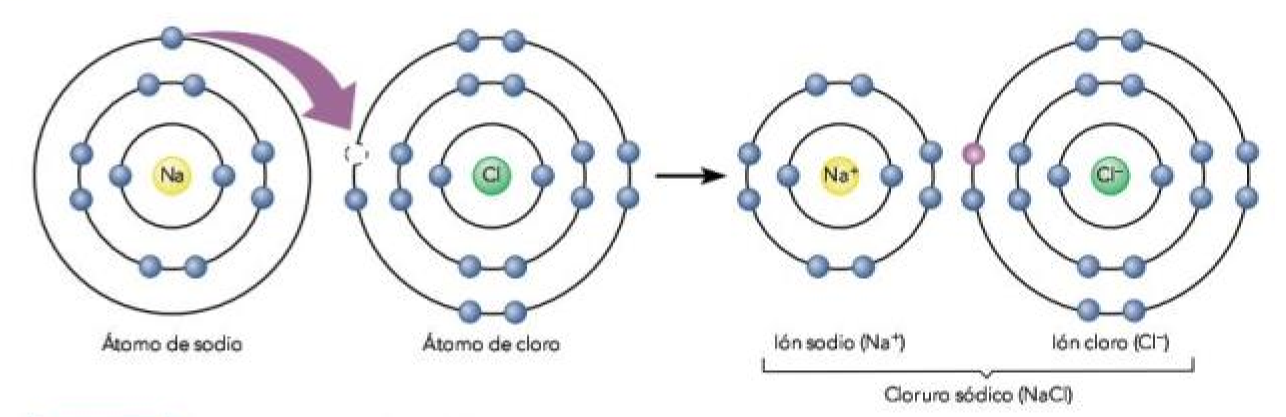
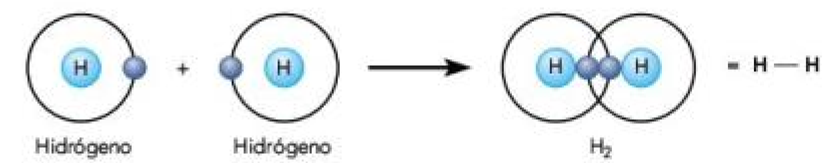
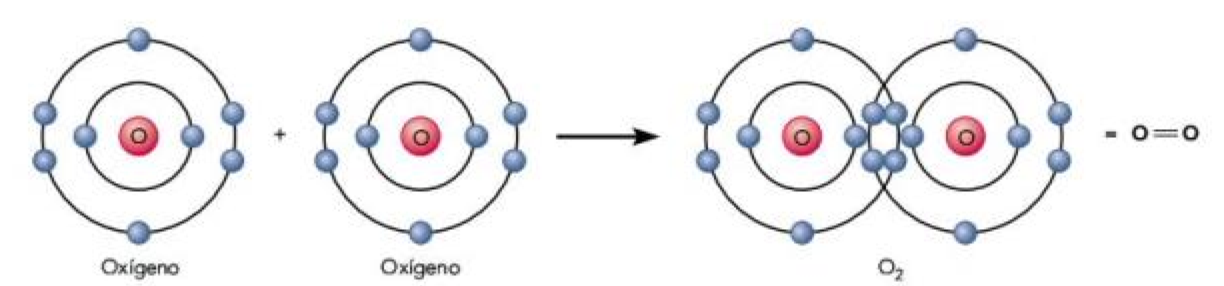



**Figura A.4.** **Formación de un enlace iónico.**

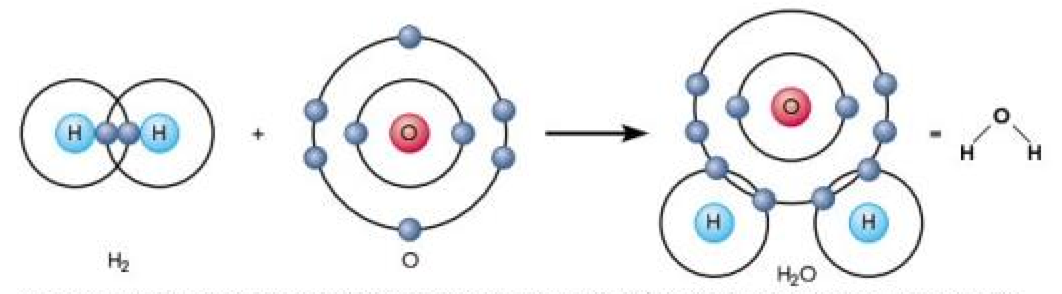
Tanto el átomo de sodio como el de cloro tienen sus capas de valencia incompletas. Cuando el átomo de sodio comparte un electrón con el átomo de cloro, ambos ganan estabilidad como iones.




**(a)** Formación de un enlace covalente simple; dos átomos de hidrógeno comparten un par de electrones.




**(b)** Formación de un enlace covalente doble; dos átomos de oxígeno comparten dos pares de electrones.




**(c)** Formación de un enlace covalente simple entre dos elementos diferentes, cuyo resultado es un compuesto.

**Figura A.5.** **Formación de enlaces covalentes.**

mento comparten un par de electrones o más de un elemento *diferente*, se forma un compuesto. El número de enlaces viene determinado por el número de pares de electrones compartidos. Por ejemplo, en una molécula de agua ($H_2O$), que es un compuesto, cada enlace covalente simple consta de dos electrones pertenecientes a los átomos de oxígeno e hidrógeno (Figura A.5c).

### *Electronegatividad y polaridad de enlace*

En las Figuras A.5.a y b, los electrones se comparten equitativamente, ya que ambos átomos se encuentran igualmente atraídos el uno por el otro. En otras palabras, cada átomo tiene la misma **electronegatividad**, lo que se define como la capacidad relativa de un átomo de enlace en una molécula para atraer electrones compartidos. Cuanto mayor es la electronegatividad de un átomo, mayor es la capacidad de atraer electrones hacia sí mismo. Los enlaces covalentes entre dos o más átomos del mismo elemento se consideran *apolares*.

Por otro lado, los pares de electrones en un compuesto pueden compartirse de forma desigual, porque uno de los átomos sufre una atracción mayor por el par de electrones que el otro. Un buen ejemplo de este tipo de compuestos es el agua ($H_2O$) (Figura A.5c).

La molécula de agua está formada por dos átomos de hidrógeno que se unen en enlace covalente a un único átomo de oxígeno. Cada átomo de hidrógeno comparte un par de electrones con el átomo de oxígeno, pero, en este caso, el oxígeno es más electronegativo que el hidrógeno, y de esta forma atrae y gana una mayor parte en el par de electrones compartido (Figura A.6). En este caso, el enlace se conoce como **enlace covalente polar**, lo que significa que, dado que los electrones compartidos son atraídos hacia el átomo más electronegativo, una molécula de agua tiene un polo parcialmente negativo y dos polos parcialmente positivos.

### *Enlace de hidrógeno*

Un **enlace de hidrógeno** está formado por un átomo parcialmente positivo de hidrógeno que se encuentra entre dos átomos electronegativos muy fuertes, con pares de electrones únicos, como el oxígeno, nitrógeno o flúor. El enlace de hidrógeno, que se indica con puntos para distinguirlo de un enlace covalente verdadero, es común entre las moléculas de agua (Figura A.7).

Los enlaces de hidrógeno también son importantes a la hora de mantener la estructura de macromoléculas, como las proteínas, ácidos nucleicos (uno de los cuales es el ADN) y los carbohidratos. Las macromoléculas se estudian en los capítulos 2 y 7.

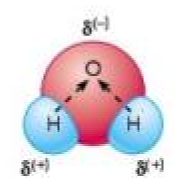



**Figura A.6.** Molécula de agua.

## Agua, ácidos, bases y pH

El agua representa más del 90% de la masa de la mayoría de los vegetales. Su cohesión, vaporización a altas temperaturas y versatilidad como solvente son resultado de su estructura química, basada en los enlaces de hidrógeno. En la Figura A.7 se aprecia cómo los átomos de oxígeno atraen a los átomos de hidrógeno de las moléculas de agua cercanas. Los enlaces de hidrógeno individuales son débiles y por tanto se forman, se rompen y se vuelven a formar en fracciones de segundo; con todo, la cohesión de los enlaces que resultan de la fuerte atracción de los átomos de oxígeno por los átomos de hidrógeno comprende varios cientos de moléculas de agua unidas en la raíz de un vegetal. Para los vegetales, esto quiere decir que el agua puede ser

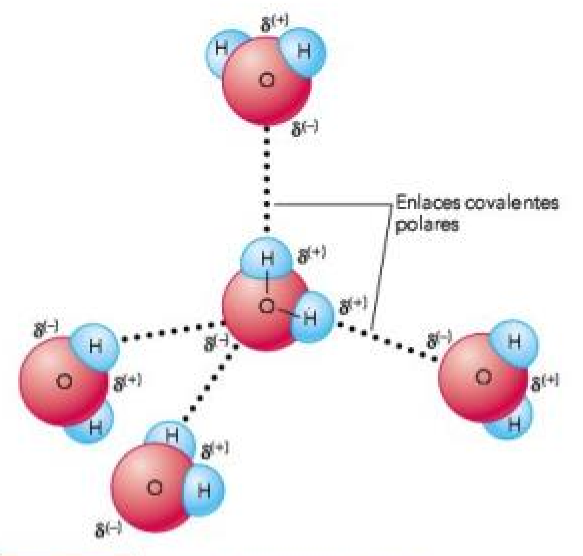



**Figura A.7.** Enlaces covalentes polares.

Los enlaces de hidrógeno entre las moléculas de agua son polares, ya que los átomos del hidrógeno, de carga positiva, se unen con el átomo de oxígeno, de fuerte carga negativa.

transportada hacia arriba en contra de la fuerza de la gravedad desde la raíz hasta las hojas, donde el agua se emite como vapor al medio ambiente.

La polaridad de las moléculas de agua es la responsable de su versatilidad como solvente. Como solvente en todas las células, incluida la savia de las plantas, el agua disuelve una variedad de solutos que son necesarios para la vida. Las moléculas de agua permanecen intactas en las soluciones acuosas de la mayor parte de los organismos; no obstante, algunas moléculas de agua se rompen en iones de hidrógeno ($H^+$) e iones de hidróxido ($OH^-$). Los iones de hidrógeno, que cuentan sólo con el núcleo del hidrógeno, son *protones*. Es esencial para mantener el adecuado funcionamiento de los procesos químicos dentro del organismo que exista el equilibrio preciso entre los iones $H^+$ y $OH^-$.

## Ácidos y bases

Un compuesto químico que *aumenta* el número relativo de iones $H^+$ en una solución se denomina **ácido**, también conocido como **donante de protones**. Cuando se disuelve una sustancia iónica en agua, puede cambiar el número relativo de iones $H^+$ y $OH^-$, de tal modo que la concentración de $H^+$ deja de equivaler a la concentración de $OH^-$. Por ejemplo, si el cloruro de hidrógeno (HCl) se disuelve en agua, se rompe en iones de $H^+$ y Cl. Como consecuencia, los iones $H^+$ sobrepasarán los $OH^-$. Una solución es ácida cuando los $H^+$ exceden los $OH^-$.

Un compuesto químico que *disminuye* el número de iones $H^+$ en una solución se denomina **base**, también conocido como **receptor de protones**. Como ocurre con los ácidos, cuando una sustancia iónica se disuelve en agua, el número relativo de iones $H^+$ y $OH^-$ puede cambiar. Si el hidróxido sódico se disuelve en agua, se rompe en iones de $Na^+$ y $OH^-$, por lo que la concentración de iones OH sobrepasa los $H^+$. Una solución es básica (o alcalina) cuando los OH exceden los $H^+$.

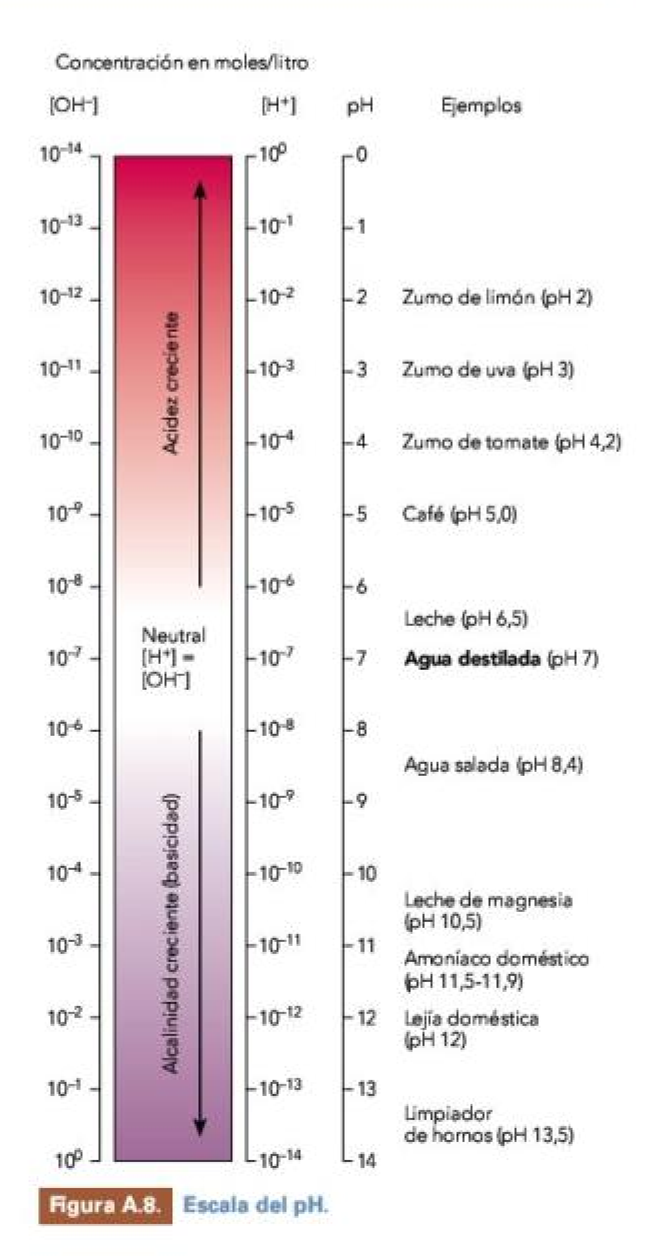



**Figura A.8.** Escala del pH.

## pH

Los grados de acidez se expresan por medio de la escala del **pH** (del alemán *potenz Hydrogen*, que quiere decir «poder del hidrógeno»), basada en el número de iones de hidrógeno presentes en la solución (Figura A.8). La concentración (expresada en moles por litro) de iones de hidrógeno y la correspondiente concentración de iones de hidróxido están indicadas en cada valor de pH registrado. Un pH de 7 implica que las concentraciones de iones $H^+$ y $OH^-$ son iguales y la solución es neutral. Una solución con un pH por debajo de 7 es ácida, mientras que una solución con un pH por encima de 7 es básica. Cada unidad de pH representa un cambio equivalente a diez veces la concentración de iones $H^+$ en la solución.

# Reacciones químicas

Una reacción química es el proceso de cambio químico en la materia cuando los átomos se combinan para formar moléculas. Las reacciones se producen en la naturaleza, en

el laboratorio y en los sistemas biológicos. El número y la distribución de las partículas subatómicas, en particular de los electrones, determinan sus propiedades químicas y su comportamiento. Los átomos no se crean ni se destruyen en una reacción química; más bien, en virtud de la creación y destrucción de enlaces, se limitan simplemente a reestructurar la materia (*véase* la página 651). Esto puede constatarse si se observa esta reacción en un recipiente, donde se comprueba que no se produce cambio en la masa. Esta preservación de la masa se conoce como la **ley de conservación de la masa**. Las ecuaciones químicas se utilizan para expresar tanto el cambio cualitativo que se produce en una reacción, como la expresión cuantitativa de esta ley. Por ejemplo, la ecuación

$$2Na + 2H_2O \rightarrow 2NaOH + H_2$$

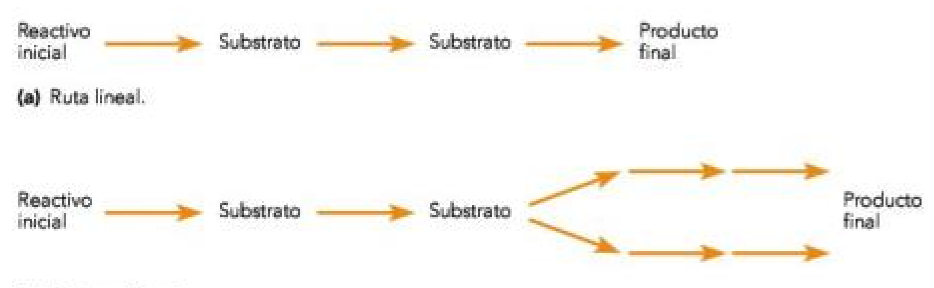
que resulta en cuatro átomos H, dos átomos Na y dos átomos O en cada lado. Estos patrones son reconocibles en la mayoría de las reacciones químicas, y ésta es una de las más comunes (sólo se estudiarán tres). Es un ejemplo de una **reacción de intercambio**, que implica tanto romper como crear enlaces. En ella el sodio y el agua reaccionan para formar hidróxido sódico e hidrógeno.

Un segundo patrón de reacción es el que sucede cuando dos o más átomos o moléculas se combinan para formar una molécula mayor y más compleja. Este tipo de reacción siempre supone la formación de enlaces, como la unión del hidrógeno y el oxígeno para formar el producto agua, que se expresa como

$$2H + O \rightarrow H_2O$$

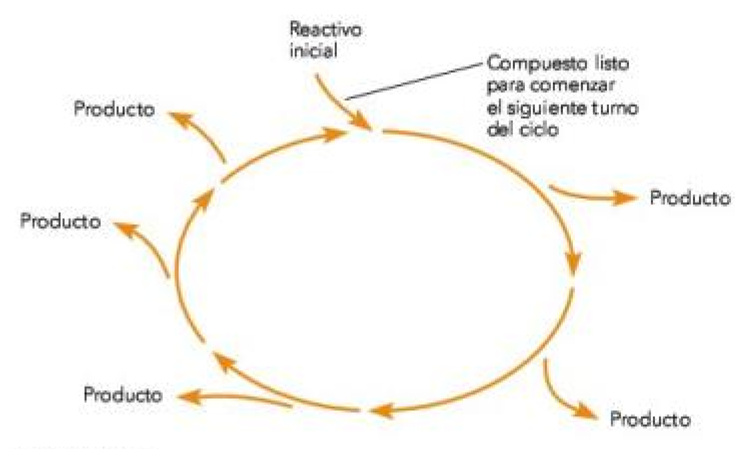
Una tercera reacción común ocurre cuando los enlaces se rompen, es decir, cuando una molécula se rompe en moléculas más pequeñas, átomos o iones. Por ejemplo, durante la respiración, un carbohidrato (glucosa) se oxida en las células del cuerpo para producir dióxido de carbono, agua y energía, lo que puede representarse como

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O + \text{energía}$$




**(a)** Ruta lineal.

**(b)** Ruta ramificada.




**(c)** Ruta cíclica.

**Figura A.9.** Modelos de tres rutas metabólicas.

## Rutas metabólicas

La suma de las reacciones químicas que se producen dentro de las células de un organismo vivo, como los vegetales, se conoce como **metabolismo**. Las enzimas, que son moléculas de proteínas, aceleran las reacciones químicas formando una asociación temporal con las moléculas en reacción, que se convierten entonces en el substrato (la molécula sobre la que actúa la enzima) para la siguiente reacción. De este modo, dentro de una célula las reacciones químicas se unen en una serie que constituye una **ruta metabólica**. Existen diversas rutas metabólicas, cada una de las cuales cumple diferentes funciones dentro de la célula. Hay tres tipos comunes de rutas metabólicas, aunque con frecuencia se producen reacciones idénticas en diferentes vías que son catalizadas por diferentes enzimas. Los tres tipos de rutas metabólicas que se muestran aquí son **lineal, ramificada** (otro modo de ruta lineal) y **cíclica**, que siempre regenera el compuesto inicial (Figura A.9). En una ruta bifurcada, el producto de un reactivo puede proseguir por dos caminos posibles. En una ruta cíclica, el ciclo puede comenzar con simples moléculas y generar mayores, o puede empezar con grandes moléculas y romperlas en más simples. Las reacciones de oxidación-reducción, que incluyen la fotosíntesis y la respiración, se estudian en el Capítulo 7 y comprenden las rutas cíclicas.

## Equilibrio químico

En muchas reacciones, los productos pueden interactuar y convertirse de nuevo en los reactivos. En otras palabras, la reacción ocurre tanto en un sentido de avance como de retroceso. Por ejemplo:

$$2SO_2 + O_2 \underset{\leftarrow}{\rightarrow} 2SO_3$$

Por ende, el índice de reacción de retroceso es equivalente al de la reacción de avance, en cuyo punto la reacción ha alcanzado un **equilibrio químico**. En el equilibrio, ambas tienen la misma *proporción* de reactivos y de producto. En otras palabras, las moléculas se distribuyen uniformemente por el espacio disponible.

# APÉNDICE B

## Conversiones métricas

| Medida | Unidad y abreviación | Equivalente métrico | Factor de conversión del sistema métrico al inglés | Factor de conversión del sistema inglés al métrico |
|---|---|---|---|---|
| ***Longitud*** | 1 kilómetro (km) | = 1.000 ($10^3$) metros | 1 km = 0,62 millas | 1 milla = 1,61 km |
| | 1 metro (m) | = 100 ($10^2$) centímetros<br>= 1.000 milímetros | 1 m = 1,09 yardas<br>1 m = 3,28 pies<br>1 m = 39,37 pulgadas | 1 yarda = 0,914 m<br>1 pie = 0,305 m |
| | 1 centímetro (cm) | = 0,01 ($10^{-2}$) metros | 1 cm = 0,394 pulgadas | 1 pie = 30,5 cm<br>1 pulgada = 2,54 cm |
| | 1 milímetro (mm) | = 0,001 ($10^{-3}$) metros | 1 mm = 0,039 pulgadas | |
| | 1 micrómetro (μm)<br>[antes micrón (μ)] | = 0,000001 ($10^{-6}$) metros | | |
| | 1 nanómetro (nm)<br>[antes milimicrón (mμ)] | = 0,000000001 ($10^{-9}$) metros | | |
| | 1 ángstrom (Å) | = 0,0000000001 ($10^{-10}$) metros | | |
| ***Área*** | 1 metro cuadrado ($m^2$) | = 10.000 centímetros cuadrados | 1 $m^2$ = 1,1960 yardas cuadradas<br>1 $m^2$ = 10,764 pies cuadrados | 1 yarda cuadrada = 0,8361 $m^2$<br>1 pie cuadrado = 0,0929 $m^2$ |
| | 1 centímetro cuadrado ($cm^2$) | = 100 milímetros cuadrados | 1 $cm^2$ = 0,155 pulgadas cuadradas | 1 pulgada cuadrada = 6,4516 $cm^2$ |
| ***Masa*** | 1 tonelada métrica (t) | = 1.000 kilogramos | 1 t = 1,103 toneladas | 1 tonelada = 0,907 toneladas métricas |
| | 1 kilogramo (kg) | = 1.000 gramos | 1 kg = 2,205 libras | 1 libra = 0,4536 kg |
| | 1 gramo (g) | = 1.000 miligramos | 1 g = 0,0353 onzas<br>1 g = 15,432 granos | 1 onza = 28,35 g |
| | 1 miligramo (mg) | = 0,001 gramos | 1 mg = aprox. 0,015 granos | |
| | 1 microgramo (μg) | = 0,000001 gramos | | |
| ***Volumen (sólidos)*** | 1 metro cúbico ($m^3$) | = 1.000.000 centímetros cúbicos | 1 $m^3$ = 1,3080 yardas cúbicas<br>1 $m^3$ = 35,315 pies cúbicos | 1 yarda cúbica = 0,7646 $m^3$<br>1 pie cúbico = 0,0283 $m^3$ |
| | 1 centímetro cúbico ($cm^3$ o cc) | = 0,000001 metros cúbicos<br>= 1 mililitro | 1 $cm^3$ = 0,0610 pulgadas cúbicas | 1 pulgada cúbica = 16,387 $cm^3$ |
| | 1 milímetro cúbico ($mm^3$) | = 0,000000001 metros cúbicos | | |
| ***Volumen (líquidos y gases)*** | 1 kilolitro (kl o kL) | = 1.000 litros | 1 kL = 264,17 galones | 1 galón = 3,785 L |
| | 1 litro (l o L) | = 1.000 mililitros | 1 L = 0,264 galones<br>1 L = 1,057 cuartillos | 1 cuartillo = 0,946 L |
| | 1 mililitro (ml o mL) | = 0,001 litros<br>= 1 centímetro cúbico | 1 ml = 0,034 onzas de fluido<br>1 ml = aprox. $\frac{1}{4}$ de cucharada pequeña[1]<br>1 ml = aprox. 15-16 gotas (gtt.) | 1 cuartillo = 946 ml<br>1 pinta = 473 ml<br>1 onza de fluido = 29,57 ml<br>1 cucharada pequeña = aprox. 5 ml |
| | 1 microlitro (μl o μL) | = 0,000001 litros | | |
| ***Tiempo*** | 1 segundo (s) | = $\frac{1}{60}$ minutos | | |
| | 1 milisegundo (ms) | = 0,001 segundos | | |
| ***Temperatura*** | Grados Celsius (°C) | | °F = $\frac{9}{5}$ °C + 32 | °C = $\frac{5}{9}$ (°F − 32) |
| ***Conversiones de área*** | 1 hectárea | = 0,01 kilómetros cuadrados | | = 2,4 acres |
| | 1 acre | | | = 43.560 pies cuadrados |
| | 1 milla cuadrada | = 258,9 hectáreas | | = 2,59 kilómetros cuadrados |
| ***Conversiones de presión*** | 1 atmósfera | | | = 101,32 kilopascales<br>= 760 mm mercurio<br>= 22,4 molales |

[1] Se refiere a la medida *teaspoon*, literalmente «cucharilla de té», que se utiliza en el sistema métrico inglés.



# Clasificación de la vida

Este apéndice contiene la clasificación taxonómica utilizada para los organismos vivos en este libro. El sistema de clasificación utiliza tres dominios, dos de los cuales, Archaea y Bacteria, comprenden los procariotas, y el tercero, Eukarya, engloba los eucariotas. He preferido no romper los dominios procarióticos en reinos, básicamente porque no son objeto de estudio de este libro y, además, porque un reciente influjo de información molecular ha desencadenado un ardiente debate sobre la clasificación dentro de cada reino procariótico.

El reino protista también está en estado de transición. No se trata de un grupo filogenético y, por tanto debería dividirse en diferentes reinos. Se han propuesto algunos reinos candidatos y los sistemáticos continúan con las investigaciones.

Por otro lado, a pesar de que hago hincapié en el texto de que algunas o todas las algas verdes se clasifican actualmente dentro de los vegetales, todavía no se ha llegado a un consenso en nombres exactos y rangos taxonómicos. Algunos sistemáticos han propuesto que el reino Viridiplantae incluya todas las algas verdes, o que el reino Streptophyta incluya las carofíceas y los vegetales. Yo continuaré utilizando el reino Plantae hasta que los sistemáticos se pongan de acuerdo.

Dentro del reino vegetal, menciono los cuatro filos tradicionales de plantas vasculares sin semillas. Mientras que los sistemáticos generalmente coinciden en que Psilotophyta y Sphenophyta deberían estar en el mismo grupo filogenético que los helechos, todavía no se ha alcanzado un acuerdo en lo referente a la denominación y clasificación de las categorías taxonómicas resultantes.



**DOMINIO ARCHAEA**



**DOMINIO BACTERIA**

Comprende las cianobacterias y otros grupos.



**DOMINIO EUKARYA**

Del Reino Protista, este texto sólo incluye las algas. Los protistas no fotosintéticos no se incluyen en esta clasificación.

**Reino Protista**

- Filo Euglenophyta (euglenoides)
- Filo Dinoflagellata (dinoflagelados)
- Filo Bacillariophyta (algas diatomeas)
- Filo Xantophyta (algas verde-amarillas)
- Filo Chrysophyta (algas pardo-amarillentas)
- Filo Cryptophyta (criptomonadales)
- Filo Prymnesiophyta (haptofitos)
- Filo Rhodophyta (algas rojas)
- Filo Phaeophyta (algas marrones)
- Filo Chlorophyta (algas verdes)



**Reino Plantae**

«Briófitos»
- Filo Hepatophyta (Hepáticas)
- Filo Antocerophyta (Antoceros)
- Filo Bryophyta (Musgos)

«Pteridofitas» (plantas vasculares sin semillas)
- Filo Lycophyta (licófitos)
- Filo Psilotophyta (psilotofitas)
- Filo Sphenophyta (equisetos)
- Filo Pterophyta (helechos)

«Plantas con semillas»

«Gimnospermas»
- Filo Ginkgophyta (ginkgo)
- Filo Cycadophyta (cícadas)
- Filo Gnetophyta (gnetófitos)
- Filo Coniferophyta (Coníferas)

«Angiospermas»
- Filo Antophyta (plantas con flores)



**Reino Fungi**

- Filo Chytridiomycota (quitridiomicetes)
- Filo Zygomycota (zigomicetos)
- Filo Ascomycota (ascomicetos)
- Filo Basidiomycota (basidiomicetos)
- Deuteromycetes (hongos imperfectos)
- Líquenes (asociaciones simbiótica de hongos y algas)



**Reino Animalia**

- Filo Porifera (esponjas)
- Filo Cnidaria (cnidarios)
  - Clase Hydrozoa (hidrozoos)
  - Clase Scyphozoa (medusas)
  - Clase Anthozoa (Anémonas de mar y animales coralinos)
- Filo Ctenophora (cnetóforos)
- Filo Platyhelmintha (platelmintos)
  - Clase Turbellaria (platelmintos de vida libre)
  - Clase Trematoda (trematodos)
  - Clase Monogenea (monogéneos)
  - Clase Cestoidea (cestoideos)
- «filos Lophophorata»:
  - Filo Bryozoa (briozoos)
  - Filo Phoronida (foronídeos)
  - Filo Brachiopoda (braquiópodos)
- Filo Rotifera (rotíferos)
- Filo Nemertea (nemertinos)
- Filo Mollusca (moluscos)
  - Clase Polyplacophora (quitones)
  - Clase Gastropoda (gastrópodos)
  - Clase Bivalvia (bivalvos)
  - Clase Cephalopoda (cefalópodos)
- Filo Annelida (anélidos)
  - Clase Oligochaeta (oligoquetos)
  - Clase Polychaeta (poliquetos)
  - Clase Hirudinea (sanguijuelas)
- Filo Pnematoda (nemátodos)
- Filo Arthropoda (Esta clasificación agrupa a los artrópodos en un solo filo, aunque ahora algunos zoólogos dividen a los artrópodos en muchos filos.)
  - Clase Arachnida (arañas, garrapatas, escorpiones)
  - Clase Diplopoda (diplópodos o milpiés)
  - Clase Chilopoda (ciempiés)
  - Clase Crustacea (crustáceos)
  - Clase Insecta (insectos)
- Filo Echinodermata (equinodermos)
  - Clase Asteroidea (estrellas de mar)
  - Clase Ophiuroidea (ofiuros)
  - Clase Echinoidea (erizos y dólares de arena)
  - Clase Crinoidea (lirios de mar)
  - Clase Concentricycloidea (margaritas de mar)
  - Clase Holothuroidea (pepinos de mar)
- Filo Chordata (cordados)
  - Subfilo Urochordata (urocordados: tunicados)
  - Subfilo Cephalochordata (cefalocordados: lancetas)
  - Subfilo Vertebrata (vertebrados)
    - Clase Myxini (babosas de mar)
    - Clase Cephalaspidomorphi (lampreas)
    - Clase Chondrichthyes (peces cartilaginosos)
    - «Osteichthyes» (peces óseos):
      - Clase Actinopterygii (peces de aletas con radios)
      - Clase Actinistia (celacantos)
      - Clase Dipnoi (peces pulmonados)
    - Clase Amphibia (anfibios)
    - «Reptiles»:
      - Clase Testudines (tortugas de tierra)
      - Clase Lepidosauria (lagartos, serpientes, tuataras)
      - Clase Cocodrilia (cocodrilos, caimanes)
    - Clase Aves (aves)
    - Clase Mammalia (mamíferos)

# CRÉDITOS

## Créditos de las ilustraciones:

Las siguientes figuras han sido adaptadas del libro: Neil A. Campbell and Jane B. Reece, *Biology*, 6.ª ed., San Francisco, CA: Benjamin Cummings © 2002 Pearson Education, Inc.: **ilustración 3.4; Capítulo 9, ilustración en el cuadro *Biología de la conservación*; ilustración 15.16.**

Las siguientes figuras han sido adaptadas del libro: Neil A. Campbell, Jane B. Reece y Lawrence G. Mitchell, *Biology*, 5.ª ed., Menlo Park, CA: Benjamin/Cummings © 1999 Addison Wesley Longman, Inc.: **ilustración 2.8; ilustración 12.1.**

**Capítulo 11, ilustración en el cuadro *El fascinante mundo vegetal***, adaptada del texto: M. W. Nabors y A. Lang, 1971. «The Growth Physics and Water Relations of Red-Light-Induced Germination in Lettuce Seeds.» *Escala* 101: 1-25.

**Ilustración 12.18**, adaptada de una fotografía de W. Ellis Davies.

**Ilustración 15.10**, adaptada del texto: J. N. Clatworthy y J. L. Harper, 1962. «The Comparative Biology of Closely Related Species living in the same Area. V. Inter-and Intraspecific Interference within Cultures of *Lemma spp* and *Salvinia natans*.» *Journal of Experimental Botany* 13: 30.

**Capítulo 18, ilustración en el cuadro *Biotecnología***, adaptada del texto: A. Melis, et al., 2000. «Sustained Photobiological Hydrogen Gas Production upon Reversible Inaction of Oxygen Evolution in the Green Alga *Chlamydomonas reinhardtii*.» *Plant Physiology* 122: 131.

**Ilustración 25.5**, adaptada del texto: L. B. Keith, 1974. «Some Features of Population Dynamics in Mammals.» *Proceedings of the International Congress of Game Biologists (Stockholm)* 11: 17-58.

**Ilustración 25.8**, adaptada del texto: Tilman et al., 1981 «Competition and Nutrient Kinetics Along a Temperature Gradient: An Experimental Test of a Mechanistic Approach to Niche Theory.» *Limnology and Oceanography* 27: 1025, 1027.

**Ilustración 26.2**, adaptada del texto: J. A. J. McFalls, 1998. «Population: A Lively Introduction.» *Population Bulletin* 53: 52.23.

**Ilustración 26.10**, adaptada del texto: Cincotta, et al., 2000. «Human Population in the Biodiversity Hotspots.» *Nature* 404: 990.

## Créditos de las fotografías:

**Fotografías introductorias de las Unidades: Unidad I** Michael Clayton **Unidad II** Jonathan Smith, Cordaiy Photo Library Ltd./CORBIS **Unidad III** John S. Heywood **Unidad IV** Tom Bean/CORBIS **Unidad V** Keren Su/Stone.

**Capítulo 1 fotografía introductoria** Michael S. Yamashita/CORBIS **página 2 fotografía superior izquierda** Jonathan Nourok/PhotoEdit, **derecha** Benjamin Cummings, **inferior** Gerard Lacz/Peter Arnold, Inc. **1.2** Erich Lessing/Art Resource, Nueva York **1.3** Walter Bibikow/Taxi ***Las plantas y las personas*, página 6 izquierda** Eisenhut & Mayer/FoodPix, **derecha** Dennis Waugh/Stone **1.4 inferior** Dorling Kindersley ***El fascinante mundo vegetal*, página 8** Dorling Kindersley **1.5a** Andrea Pistolesi/The Image Bank **1.5b** Gregory G. Dimijian/Photo Researchers, Inc. ***Biología de la conservación*, página 10** Roger Peterson, Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de Estados Unidos **1.6** Peter Berger, Instituto de Biología, Friburgo ***Biotecnología*, página 11** Dorling Kindersley **1.7** Caterina, M. J., Leffler, A., Malmberg, A. B., Martin, W. J., Trafton, J., Petersen-Zeitz, K., Koltzenburg, M., Basbaum, A. I., and Julios, D. (2000) Impaired Nociception and Pain Sensation in Mice Lacking the Capsaicin Receptor. Science 288: 306-313. **1.10a** John Shaw/Tom Stack & Associates **1.10b** Digital Vision **1.10c** Steve Terill/CORBIS **1.10c inserto** Robert & Lorry Franz/CORBIS **1.10d** Lindsay Hebberd/CORBIS **1.11** National Portrait Gallery, Londres **1.12a,b** Malcolm Wilkins **1.12 inserto** Librería del Congreso de Estados Unidos **1.14** Michael Rosenfeld/Stone.

**Capítulo 2 fotografía introductoria** Ann Clemens/Colección de Cultivos de Algas de la Universidad de Texas, Universidad de Texas en Austin **página 26 izquierda** New York Academy of Medicine Library, **derecha** Carolina Biological/Visuals Unlimited **2.1a** Barry Runk/Stan/Grant Heilman Photography **2.1b** Eldon Newcomb **2.1c** David Scharf /Peter Arnold, Inc. ***Las plantas y las personas*, página 30 izquierda** Alan Shinn, **derecha** Hooke, Robert, Micrographica, London, 1665 **2.3 inserto izquierda** Dennis Strete, Benjamin Cummings **2.3 izquierda** Paul Kugrens **2.3 inserto derecha** Paul Kugrens **2.7 superior** Dorling Kindersley **2.7 centro** Graham Kent **2.7 inferior** E. H. Newcomb & W. P. Wergin/Biological Photo Service **2.8** Daniel S. Friend, Escuela de Medicina de Harvard **2.9** E. H. Newcomb ***El fascinante mundo vegetal*, página 48** Dorling Kindersley **2.16 todas** Ed Reschke/Peter Arnold.

**Capítulo 3 fotografía introductoria** Gary Randall/Taxi **página 56** CORBIS **3.1a** Michael Clayton **3.1b** Ken Wagner/Visuals Unlimited **3.1c** Brian Capon **3.2** Graham Kent **3.3a,b** Graham Kent **3.3 inserto** Dorling Kindersley ***El fascinante mundo vegetal*, página 60 izquierda** Dorling Kindersley **derecha** Jacqui Hurst/CORBIS **3.5** Michael Clayton **Las plantas y las personas, página 62 izquierda** Dorling Kindersley, **derecha** Librería del Congreso de Estados Unidos **3.6a** Graham Kent **3.6c** Escaneada del libro: H. A. Core, W. A. Cote y A. C. Day, Wood: *Structure and Identification*, 2.ª edición, Syracuse U. Press, 1979 **3.8a,c** Graham Kent **3.9** Buddy Mays/CORBIS **3.10a** Brian Capon **3.10b** Graham Kent **3.13b** Michael Clayton **3.13c** Graham Kent **3.14 ambas** Malcolm Wilkins, Universidad de Glasgow **3.16a,b** Dorling Kindersley **3.16c** Photographer's Choice.

**Capítulo 4 fotografía introductoria** Sharon Guynup/The Image Bank **página 82** Dorling Kindersley ***Las plantas y las personas*, página 100 izquierda** Dorling Kindersley, **derecha** Richard A. Cooke/CORBIS **4.1a** Barry Runk/Stan/Grant Heilman Photography **4.1b** Dorling Kindersley **4.2** Michael Clayton **4.3a,b** Ed Reschke **4.4 todas** Michael Clayton **4.6a** Dorling Kindersley **4.6b** James Strawser/Grant Heilman Photography **4.6c** Dorling Kindersley **4.6d** Australian Picture Library/CORBIS **4.6e**

Ann Hirsch, Sociedad Botánica de América **4.6f** Dorling Kindersley ***El fascinante mundo vegetal*, página 90 superior** Daniel Nickrent, **inferior** Brian Capon **4.7b** Stanley L. Flegler/Visuals Unlimited **4.7c** George Barron **4.8 superior** Ed Reschke **4.8 inferior** Adrian Bell **4.10c** Michael Clayton **4.10d** Carolina Biological/Visuals Unlimited **4.10e** Graham Kent **4.14 todas** Dorling Kindersley **4.15 ambas** Graham Kent **4.17 ambas** Graham Kent **4.19a** J. C. Revy/Phototake **4.19b** CORBIS **4.19c** Rex Butcher/Stone **4.22a,b** Dorling Kindersley **4.22c** John N. Trager **4.22d** Brian Capon **4.22e** Bryan Bowes ***Evolución*, página 109 superior** Fritz Polking; Frank Lane Picture Agency/CORBIS, **inferior** Dorling Kindersley.

**Capítulo 5 fotografía introductoria** Sally A. Morgan, Ecoscene/CORBIS **página 114 superior** AEF/Imagebank, **inferior** David R. Parks/Jardín Botánico de Missouri ***Las plantas y las personas*, página 116 ambas** Dorling Kindersley **5.6 todas** Dorling Kindersley **5.13a** Dorling Kindersley **5.13b** Michael Clayton **5.13c** Brian Capon **5.14** David Muench/CORBIS **5.15** Dorling Kindersley ***El fascinante mundo vegetal*, página 127 izquierda** David W. Stahle, **derecha** Servicio Nacional de Parques de Estados Unidos, Colonial National Historical Park, Jamestown Collection **5.16 izquierda** Dorling Kindersley **5.16 derecha** Graham Kent **5.17** Paul Chesley/Stone **5.18** Grant Heilman/Grant Heilman Photography **5.19** Berkeley Mills **5.20 ambas** Guitarras Gibson **5.21** Graham Kent ***Las plantas y las personas*, página 133** Michael S. Yamashita/CORBIS **5.22** Landmann-Benali/Liaison **5.23** Charles O'Rear/CORBIS ***Biología de la conservación*, página 135 superior** Natalie Fobes/CORBIS, **inferior** Morbark, Inc.

**Capítulo 6 fotografía introductoria** Dorling Kindersley **página 142 fotografía superior izquierda, inferior izquierda, superior derecha** Dorling Kindersley, **inferior derecha** Travis Amos **6.1a** Phil Schermeister/Colección de Imágenes National Geographic **6.1b** Jerome Wexler/Photo Researchers, Inc. **6.1c** Dorling Kindersley **6.1d** Richard Cummins/CORBIS **6.1e** Dorling Kindersley ***Biotecnología*, página 158 superior** Dorling Kindersley, **inferior** Twain Butler ***El fascinante mundo vegetal* página 160 todas** Dorling Kindersley **6.14a** Photo Researchers, Inc. **6.14b** Graham Kent **6.14c** Ed Young/CORBIS **6.14d** Dorling Kindersley **6.15e** Martin Harvey; Gallo Images/CORBIS **6.14f** Microscopía de Brigitte Krückl. Cortesía de Veronika Mayer, Instituto de Botánica, Universidad de Viena.

**Capítulo 7 fotografía introductoria** Dorling Kindersley ***El fascinante mundo vegetal*, página 175** Digital Vision/CORBIS **7.7c** SETOR Image Gallery, Universidad de Ottawa ***Biotecnología*, página 178 ambas** Dorling Kindersley **7.8** Digital Vision/CORBIS **7.14b** Dorling Kindersley.

**Capítulo 8 fotografía introductoria** Gentl & Hyers/FoodPix **página 198 superior** Richard Hamilton Smith/CORBIS **inferior** Catherine Karnow/CORBIS **8.1 superior** Natural World/CORBIS **8.1 centro, inferior** Ann Clemens/Colección de Cultivos de Algas de la Universidad de Texas, Universidad de Texas en Austin ***El fascinante mundo vegetal*, página 200 izquierda** Gary W. Carter/CORBIS, **derecha** Joe McDonald/CORBIS **8.9** Lawrence Berkeley National Laboratory ***Evolución*, página 210** Dorling Kindersley **8.14a** David Muench/CORBIS **8.14b** Dave Bartruff/CORBIS.

**Capítulo 9 fotografía introductoria** David Muench/CORBIS **página 220** Agencia Reuters New Media Inc./CORBIS ***El fascinante mundo vegetal*, página 233** William Banner **9.10a** Mason Morfit/Taxi **9.10b** Stephen J. Kron, U. de Chicago.

**Capítulo 10 fotografía introductoria** George Grall/Colección de Imágenes National Geographic **página 240** ArsNatura ***El fascinante mundo vegetal*, página 245** Barry L. Runk/Grant Heilman Photography, Inc. ***Biotecnología*, página 248** The Image Bank **10.6a** Graham Kent **10.9 todas** M. H. Zimmerman, cortesía del profesor P. B. Tomlinson, Universidad de Harvard ***Las plantas y las personas*, página 256** CORBIS.

**Capítulo 11 fotografía introductoria** Kim Taylor **página 266 superior** Raymond Gehman/CORBIS, **centro e inferior** Dorling Kindersley ***Biotecnología*, página 272 todas** Murray Nabors **11.4** Fred Jensen, Centro Agrícola Kearney **11.5** Janet Braam, de *Cell* 60 (9 Febrero 1990): portada.© 1990, Cell Press **11.9** Malcolm Wilkins, Universidad de Glasgow **11.12** David Muench/CORBIS **11.13a** Malcolm Wilkins **11.14** Michael Evans, Universidad del Estado de Ohio **11.15** Dorling Kindersley **11.16a,b** David Sieren/Visuals Unlimited **11.16c** de K. Esau, *Anatomy of Seed Plants*, 2.ª ed. (New York: John Wiley and Sons, 1977), figura 19.4, pág. 358 **11.17** Richard Kirby, David Spears Ltd/Photo Researchers, Inc. ***Evolución*, página 286** Jane Grushow/Grant Heilman Photography, Inc.

**Capítulo 12 fotografía introductoria** Jane Grushow/Grant Heilman Photography **página 295** Antonio Montanier/Smithsonian Institution ***Las plantas y las personas*, página 263** Bettmann/CORBIS ***El fascinante mundo vegetal*, página 303** Wally Eberhart/Visuals Unlimited **12.11** Dorling Kindersley **12.13** PhotoDisc.

**Capítulo 13 fotografía introductoria** Juergen Berger, ***El fascinante mundo vegetal*, página 329** Julian Schroeder, UCSD ***Biotecnología*, página 331** Incyte Pharmaceuticals, Inc., Palo Alto, California, de R. F. Service, Science (1998) 282:396-399, con la autorización de Science **13.14a** Juergen Berger **13.14b** Leslie Sieburth **13.15a** Bettmann/CORBIS **13.15b** Virginia Walbot, Universidad de Stanford **13.15c** Evelyne Cudel-Epperson, MSU **13.16a** P. S. Springer, et al., Gene Trap Tagging of PROLIFERA, an Essential MCM2-3-5-Like Gene in *Arabidopsis*. Science 268: 877, 12 Mayo 1995, Figura 1 Parte B **13.16b** Heiko Schoof, Universidad Técnica de Munich, Munich, Alemania (manipulación computerizada de imágenes), Dimitris Beis y Ben Scheres, Universidad de Utrecht, Países Bajos (microscopía).

**Capítulo 14 fotografía introductoria** Mauro Fermariello/Science Photo Library **página 338 superior derecha** Tim McCabe, Servicio de Investigación Agrícola, Departamento de Agricultura de Estados Unidos, **inferior izquierda** Ray Kriner/Grant Heilman Photography **14.1** Keith W. Wood/Visuals Unlimited **14.6** Bayer AG **14.8** R. Manshardt, Universidad de Hawaii **14.9** Monsanto ***Biotecnología*, página 349** Salt Tolerance Conferred by Overexpression of a Vacuolar Na+/H+ Antiport in *Arabidopsis*, de Maris P. Apse, Gilad S. Aharon, Wayne A. Snedden, y Eduardo Blumwald. Science 1999. Agosto 20; 285: 1256-1258. La figura es la figura 3,14. **14.10** Bill Santos Photography ***El fascinante mundo vegetal*, página 331** Use of plant roots for phytoremediation and molecular farming, de Doloressa Gleba, Nikolai V. Borisjuk, Ludmyla G. Borisjuk, Ralf Kneer, Alexander Poulev, Marina Skarzhinskaya, Slavik Dushenkov, Sithes Logendra, Yury Y. Gelba, e Ilya Raskin. PNAS 96: issue n.º 11 págs. 5.973-5.977, 25 de Mayo, 1999. Figura 1.

**Capítulo 15 fotografía introductoria** Michael Fogden/DRK fotografía **página 366** Dorling Kindersley **15.1a** Colin Keates/Museo de Historia Natural de Estados Unidos/ Dorling Kindersley **15.1b** George H. H. Huey/CORBIS, **derecha** Hulton Archive Photos/Getty **15.3** Roger Garwood & Trish Ainslie/CORBIS **15.7** Wayne Lawler, Ecoscene/CORBIS **15.9 izquierda** George Loun/Visuals Unlimited **15.9 derecha** Dorling Kindersley **15.12** J. Antonovics/ Visuals Unlimited **15.13** Laura Sivell, Papilio/CORBIS ***Evolución*, página 383 todas** Conley McCullin **15.14 izquierda** D. Robert & Lorri Franz/CORBIS **15.14 derecha** James Randklev/CORBIS **15.17** Graham Day, www.habitas.org.uk.

**Capítulo 16 fotografía introductoria** Dorling Kindersley **página 396 fotografía superior izquierda** Hal Horwitz/CORBIS, **superior derecha** Eric Crichton/CORBIS, **inferior, ambas** Dorling Kindersley **16.1 izquierda** Archivo Iconográfico, S.A./CORBIS **16.1 derecha** Dorling Kindersley ***El fascinante mundo vegetal*, página 397 izquierda, ambas** Dorling Kindersley, **derecha** Pat O'Hara/CORBIS ***Las plantas y las personas*, página 399** Hunt Institute for Botanical Documentation, Universidad de Carnegie Mellon **16.4** Departamento de Botánica Fanerogámica, Museo de Historia Natural de Suecia, Thomas Karlsson, Responsable del Museo **16.5 izquierda** Graham Kent **16.5 centro** Tom McHugh/Photo Researchers, Inc. **16.5 derecha** Anthony Bannister, Gallo Images/CORBIS **16.7 superior derecha** Dorling Kindersley **16.7 otras** PhotoDisc **16.8** M. I. Walker/Photo Researchers **16.10** Darrell Gulin/CORBIS **16.11 todas** Gerald Carr.

**Capítulo 17 fotografía introductoria** Brad Mogen/Visuals Unlimited **página 420** Matt Lee ***Las plantas y las personas*, página 421** N. Thomas/Photo Researchers, Inc., **inserto** K. Murti **17.3a** Dr. Dennis E. Mayhew, Plant Health and Pest Prevention Services, Sacramento, California **17.3b** Mike Davis, UC Statewide IPM Project. © Regents, Universidad de California **17.4a** Arden Sherf, Departamento de Patología Vegetal, Universidad de Cornell **17.4b** Dr. Dennis E. Mayhew, Plant Health and Pest Prevention Services, Sacramento, California **17.5** Karl Maramorosch **17.6 todas** Davis M. Phillips/Visuals Unlimited ***Biología de la conservación*, página 428 izquierda** Inga Spence/Visuals Unlimited **derecha** Doug Sokell/Visuals Unlimited **17.7** Sue Barns ***El fascinante mundo vegetal*, página 429** Claire S. Ting, Departamento de Biología, Williams College; J. King, S. W. Chisholm; 1999 **17.8** Lowell L. Black, Centro Asiático de Investigación y Desarrollo Hortícola **17.9** Hubert de Franqueville, CIRAD **17.10** Exxon Corporation.

**Capítulo 18 fotografía introductoria** Ralph A. Clevenger/CORBIS **página 436 izquierda** Georgette Douwma/Taxi, **derecha** Gerry Ellis/Minden Pictures **18.2** Ann Clemens/Colección de Cultivos de Algas de la Universidad de Texas, Universidad de Texas en Austin **18.3** J. Woodland Hastings, Hastings Lab, Universidad de Harvard **18.4** Stephen Frink/CORBIS **18.5a** Carleton Ray/Photo Researchers, Inc. **18.5b** Frank Borges Llosa **18.6** Dr. Stanley Flegler/Visuals Unlimited **18.7** Ann Clemens/Colección de Cultivos de Algas de la Universidad de Texas, Universidad de Texas en Austin **18.8** Carolina Biological/Visuals Unlimited **18.9** CSIRO Marine Research/Visuals Unlimited **18.10** Vita Pariente, College Station, Texas. Microscopía electrónica de barrido realizada en el Laboratorio de Microscopía Electrónica de Barrido de la Universidad de Texas A & M **18.13a** Ann Clemens/Colección de Cultivos de Algas de la Universidad de Texas, Universidad de Texas en Austin **18.13b** Brandon D. Cole/CORBIS **18.13c** Douglas P. Wilson, Frank Lane Picture Agency/CORBIS ***El fascinante mundo vegetal*, página 449** Gerald y Buff Corsi/Visuals Unlimited **18.14** Ann Clemens/Colección de Cultivos de Algas de la Universidad de Texas, Universidad de Texas en Austin **18.15** Ann Clemens/Colección de Cultivos de Algas de la Universidad de Texas, Universidad de Texas en Austin **18.17a** T. Mellichamp/Visuals Unlimited **18.17b** John D. Cunningham/Visuals Unlimited.

**Capítulo 19 fotografía introductoria** Felix Labhardt/Taxi **página 458 superior** PhotoDisc, **inferior** Jim Brandenburg/Minden Pictures **19.1c** Mark Moffett/Minden Pictures **19.2** George Barron **19.4** Martha J. Powell y Peter Lechter **19.5 superior** Barry Runk/Stan/Grant Heilman Photography **19.5 inferior** Silver Burdett Ginn, Pearson Education ***El fascinante mundo vegetal*, página 464** Darlyne A. Murawski/Colección de imágenes National Geographic **19.7a,b** Dorling Kindersley **19.9a** Viard /Jacana/Photo Researchers, Inc. **19.9b** Michael P. Gadomski/Photo Researchers, Inc. **19.10 izquierda** David Scharf/Peter Arnold Inc. **19.10 derecha** Jack M. Bostrack/Visuals Unlimited ***Biología de la conservación*, página 468 superior** Robert L. Anderson/Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de Estados Unidos, www.forestryimages.org, **inferior** M. F. Brown y H. G. Brotzman **19.11a** Frank Young, Papilio/CORBIS **19.11b** Michael Fogden/DRK Photo **19.11c** Michael P. Gadomski/Photo Researchers, Inc. **19.11d** Ed Reschke/Peter Arnold, Inc. **19.11e** Michael & Patricia Fogden/CORBIS **19.11f** Dorling Kindersley ***Las plantas y las personas*, página 472** Ed Young/CORBIS **19.13** Rob Simpson/Visuals Unlimited **19.14a** Dorling Kindersley **19.14b** Matt Meadows/SPL/Photo Researchers, Inc. **19.15a** Departamento de Recursos Naturales de Canadá, Servicio Forestal Canadiense **19.15b** Holt Studios/Photo Researchers, Inc. **19.16** Brad Mogen/Visuals Unlimited **19.17 todas** Stephen Sharnoff **19.18a,b** Mark Moffett/Minden Pictures.

**Capítulo 20 fotografía introductoria** M. L. Sinibaldi/CORBIS **página 482 superior** Stephanie Maze/CORBIS, **inferior** Chris Lisle/CORBIS **20.1a** Ken Wagner/Phototake **20.1b** David T. Hanson, fotografía de Claudia Lipke **20.1c** Fritz Polking, Frank Lane Picture Agency/CORBIS ***Evolución*, página 484** Visuals Unlimited **20.2** MCC-NIES **20.4** Paul G. Davison, Universidad de Alabama del Norte **20.5 izquierda** A. J. Silverside, Ciencias Biológicas, Universidad de Paisley **20.5 derecha** Alan Hale **20.6 ambas** The Hidden Forest, hiddenforest.co.nz **20.7 izquierda** http://emmakael.free.fr **20.7 derecha** Wolfgang Amri, naturaquarium.at **20.9** Espécimen de la Lyon Collection, Departamento de Geología, Universidad de Aberdeen, Escocia **20.10a** Dorling Kindersley **20.10b** Andrew Syred/SPL/Photo Researchers, Inc. **20.11** J. D. Sleath ***El fascinante mundo vegetal*, página 495** Steven Jessup, Universidad del Sur de Oregón **20.12 todas** The Hidden Forest, hiddenforest.co.nz.

**Capítulo 21 fotografía introductoria** Konrad Wothe/ Minden Pictures **página 500 fotografía superior derecha** Peggy Greb/Servicio de Investigación Agrícola, Departamento de Agricultura de Estados Unidos **izquierda** Dorling Kindersley, **fotografía inferior izquierda** Frank Siteman/Stone **21.1** The Field Museum of Natural History, Chicago **21.5** De «A New Species of Psilophyton from the Lower Devonian of Northern New Brunswick», de Jeffrey B. Doran. Publicado en el *Canadian Journal of Botany*, 1980. 58: 2241-2262. Pág. 245, Figura 12 **21.6a** Murray Fagg, Jardines Botánicos Nacionales de Australia **21.6b** Sally A. Morgan, Ecoscene/CORBIS **21.6c** Milton Rand/Tom Stack & Associates, Inc. **21.6d** Dorling Kindersley **21.7** Frank Landis, Universidad de Wisconsin-Madison **21.9a** Barry Runk/Stan/Grant Heilman Photography **21.9b** Jane Grushow/Grant Heilman Photography **21.9c** Murray Fagg, Jardines Botánicos Nacionales de Australia **21.12 ambas** Barry Runk/Stan/Grant Heilman Photography **21.16** Inga Spence/Visuals Unlimited **21.18 todas** Dorling Kindersley 21.20 ?, **21.20 ambas** Murray Fagg, Jardines Botánicos Nacionales de Australia, 21.21 Robert Calentine/Visuals Unlimited.

**Capítulo 22 fotografía introductoria** Darrell Gulin/CORBIS **página 524 fotografía superior** Doug Sokell/Visuals Unlimited, **izquierda** Travis Amos, **derecha** Michael y Patricia Fogden/Minden Pictures **22.7 izquierda** Eric Crichton/CORBIS, **derecha** Dorling Kindersley ***Biotecnología*, página 535 ambas** Departamento de Agricultura de Estados Unidos **22.8 izquierda** Gunter Marx Photography/CORBIS, **derecha** Dorling Kindersley **22.9a** Dorling Kindersley **22.9b** W. John Hayden **22.10** PhotoDisc ***El fascinante mundo vegetal*, página 537** AFP/CORBIS **22.11 izquierda** Dorling Kindersley, **derecha** Gerry Ellis, Minden Pictures **22.12a** Nicole Duplaix/Omni-Photo Communications, Inc. **22.12b** Fred Spiegel **22.13a** Dorling Kindersley **22.13b** Barry Runk/Stan/Grant Heilman Photography **22.13c** Grant Heilman Photography **22.14a,b** Dennis Woodward **22.15** Michael Clayton **22.16a,b** Thomas Schoepke.

**Capítulo 23 fotografía introductoria** Frans Lanting/Minden Pictures **página 546 superior** Dorling Kindersley, **centro izquierda** David Scott http://theferocactus.free.fr **fotografía inferior izquierda** David Sieren/Visuals Unlimited, **inferior derecha, ambas** Peggy Greb, Servicio de Investigación Agrícola, Departamento de Agricultura de Estados Unidos ***Biotecnología,* página 551** Albert Normadin/Masterfile ***Evolución,* página 563 todas** Dorling Kindersley ***El fascinante mundo vegetal,* página 565** John T. Atwood, Stig Dalström y Ricardo Fernández. *Phragmipedium kovachii*, a New Species from Peru. Selbyana, The Journal of Mary Selby Botanical Gardens, págs. 1-4.23 Suplemento, 2002. Fotografía de Lee Moore. **23.2 superior** Merlin D. Tuttle, Conservación Internacional de los Murciélagos **23.2** centro Louis Quitt/Photo Researchers, Inc. **23.2 inferior** Mark Moffett/Minden Pictures **23.5a** Else Marie Friis, Kaj Raunsgaard Pedersen, and Peter R. Crane, Fossil Evidence of Water Lilies (Nymphaeales) in the Early Cretaceous. Nature 410, 357-360 (2001); doi:10.1038/35066557. **23.5b** David Dilcher and Ge Sun **23.6a** Andrew Syred /SPL/Photo Researchers, Inc. **23.6b** CNRI/SPL/Photo Researchers, Inc. **23.8a** Stephen McCabe **23.8b** Dorling Kindersley **23.9a** Dorling Kindersley, **23.9b** Gerald D. Carr **23.11** Gerald D. Carr **23.12** Dorling Kindersley **23.14a** Dorling Kindersley **23.14b** Tim Fitzharris/Minden Pictures **23.14c** Alan y Linda Detrick/Grant Heilman Photography **23.14d,e** Gerald D. Carr **23.14f** Wayne P. Armstrong.

**Capítulo 24 fotografía introductoria** Art Wolfe/Stone **página 574 superior** Dorling Kindersley, **fotografía inferior izquierda** Frans Lanting/Minden Pictures, **inferior derecha** Dorling Kindersley **24.1** Dave Costner/Geosurv Inc. **24.2** George H. H. Huey/CORBIN ***El fascinante mundo vegetal,* página 577** Dorling Kindersley ***Biología de la conservación,* página 581** NOAA **24.9** Frans Lanting/Minden Pictures **24.10** Wolfgang Kaehler/CORBIS **24.11** Philip Gould /CORBIS **24.14** Jim Brandenburg/Minden Pictures **24.15** Steve Terrill/CORBIS **24.16** Darrell Gulin/CORBIS **24.18a** Nick Hawkes; Ecoscene/CORBIS **24.18b** Michael T. Sedam/CORBIS **24.19** Scott T. Smith/CORBIS **24.20** Ron Thomas/Taxi.

**Capítulo 25 fotografía introductoria** Charles Mauzy/CORBIS **página 596 superior** Michael Orton/Stone **fotografía inferior izquierda** Andrew Wilson, **inferior derecha** Tom y Pat Leeson/Photo Researchers, Inc. **25.1a** James Randklev/CORBIS **25.1b** Charles Mauzy/CORBIS 25.1c Carr Clifton/Minden Pictures **25.2** Kent Foster/ Photo Researchers, Inc. **25.6 izquierda** Dan Tenaglia www.missouriplants.com **25.6 derecha** Shawn Askew ***El fascinante mundo vegetal,* página 604 superior** Michael y Patricia Fogden/CORBIS, **inferior** Christian Puff **25.7a** Raymond Coleman/Visuals Unlimited **25.7b** Inga Spence /Visuals Unlimited ***Biología de la conservación,* página 608** Fritz Polking/Visuals Unlimited **25.10** Steve Harper/Grant Heilman Photography ***Evolución,* página 611** Layne Kennedy/CORBIS **25.11 superior** Charles Mauzy /CORBIS **25.11 centro** Tom Bean/DRK Photo **25.11 inferior** Tom Bean/CORBIS.

**Capítulo 26 fotografía introductoria** James Marshall/CORBIS **página 624** Tim Fitzharris/Minden Pictures **26.3** Mark Edwards /Peter Arnold ***Biología de la conservación,* página 628** Scott Bauer, Servicio de Investigación Agrícola, departamento de Agricultura de Estados Unidos **26.4** Jonathan Blair/CORBIS **26.5** Mark Moffett/Minden Pictures **26.7** NASA ***El fascinante mundo vegetal,* página 636** Jack Anthony **26.9** Phil Schermeister/CORBIS **26.12** James Henderson **26.13** Nashua River Watershed Association ***Biotecnología,* página 642** Chip Clark **26.14 superior** Josh Mitchell/ Stone **26.14 inferior** Michael Melford/The Image Bank.

**Apéndice C: Archaea** K. O. Stetter, R. Huber, y R. Rachel, U. de Regensburg. **Bacteria** Oliver Merkes/Nicole Ottawa/Photo Researchers, Inc. **Eukarya** Ann Clemens/Colección de Cultivos de Algas de la Universidad de Texas, Universidad de Texas en Austin. **Plantae** Dorling Kindersley **Fungi** Dorling Kindersley **Animalia** PhotoDisc.

# GLOSARIO

**Ácido abscísico (ABA):** *Hormona* que controla la apertura y cierre de los *estomas*, haciendo que el agua entre o salga a través de las *células oclusivas*. También determina la dormancia de las semillas y de otros órganos vegetales.

**Ácido nucleico:** Molécula grande compuesta por nucleótidos, como el ADN y el ARN, que encierra la información genética de una célula. Véanse *ADN* (*ácido desoxirribonucleico*) y *ARN* (*ácido ribonucleico*).

**Aclimatación:** Preparación de un vegetal ante condiciones medioambientales inclementes.

**Acoplamiento energético:** Unión de una reacción *exergónica* y una *endergónica*, de forma que la reacción general se produce de forma espontánea.

**Actina:** Proteína globular que se asocia en polímeros para provocar movimiento o cambios en la forma de la célula.

**Acuífero:** Depósito subterráneo de agua localizado en el *horizonte del suelo* más profundo o por debajo de él.

**Adenosín trifosfato (ATP):** Molécula orgánica que funciona como principal fuente de energía de las células. Las *mitocondrias* descomponen los azúcares para almacenar energía química en forma de ATP. Las *reacciones luminosas* de la fotosíntesis generan ATP, que se utiliza posteriormente en el *ciclo de Calvin*.

**Adhesión:** Atracción entre diferentes tipos de moléculas. Véase también *cohesión*.

**ADN (ácido desoxirribonucleico):** Molécula de doble hélice que contiene información genética codificada para un organismo. Se compone de nucleótidos, cada uno de los cuales comprende un grupo fosfato, una molécula de azúcar (desoxirribosa) y una base de entre cuatro tipos diferentes. Véase también *ARN*.

**ADN-ligasa:** Enzima que une fragmentos de ADN para formar la hebra final durante la replicación. También se utiliza en la preparación de *ADN recombinante*.

**ADN recombinante:** ADN a modo de combinación de ADN de diferentes fuentes.

**Aeróbica:** Reacción o serie de reacciones que necesitan oxígeno. Véase también *anaeróbica*.

**Afloramiento:** Expansión rápida de una población de algas cuando las condiciones para su reproducción asexual son óptimas. En los dinoflagelados, se conoce comúnmente como «marea roja».

**Agalla:** Región inflamada de tejido vegetal infectada por un carbón del maíz o por *Agrobacterium tumefaciens*, que produce la enfermedad de la agalla de la corona. Las agallas también las causan insectos que ponen sus huevos en el interior.

**Aguijón:** Crecimiento externo afilado de las células epidérmicas o corticales. Véanse también *espina foliar* y *espina caulinar*.

**Ajuste inducido:** Unión de una *enzima* a un *sustrato* que altera la forma del *sitio activo*.

**Alcaloide:** Compuesto de hidrocarburo que forma anillos y que contiene nitrógeno, como parte de al menos uno de ellos.

**Alelo:** Una de las variantes de un *gen* que codifica para un *rasgo*. Una célula *diploide* posee un alelo de cada progenitor.

**Alelopatía:** Inhibición química que ejerce un individuo o un grupo de vegetales sobre otros.

**Alopátrica(s):** Dícese de las poblaciones cuya independencia es distinguible en un mapa. Véase también *simpátrica(s)*.

**Alopoliploidía:** Tipo de *poliploidía* que resulta de cruzar dos especies diferentes, seguida de la duplicación de cromosomas.

**Alterna:** Disposición foliar en la que hay una hoja por nudo.

**Alternancia de generaciones:** Alternancia de las fases del *esporófito* y el *gametófito* en todos los vegetales durante la reproducción sexual.

**Aminoácidos esenciales:** Aminoácidos que el cuerpo humano no puede fabricar y que deben obtenerse de la dieta.

**Anaeróbica:** Reacción o serie de reacciones que no necesitan oxígeno. Véase también *aeróbica*.

**Anafase:** Tercera fase de la mitosis, durante la cual las *cromátidas* hermanas de cada *cromosoma* se separan, de forma que cada cromátida se convierte en un cromosoma separado.

**Anafase I:** Fase de la *meiosis* en la que los *cromosomas homólogos* se separan y se mueven hacia los polos opuestos de la célula en división. Reduce el número original de cromosomas a la mitad. La segregación mendeliana se produce durante la anafase I.

**Anagénesis:** Transformación de una especie en otra, también llamada evolución filética. Véase también *cladogénesis*.

**Analogía:** Similitud en la estructura o función entre dos especies cuya relación de parentesco no es muy próxima. Véase *homología*.

**Androceo** (del griego, «casa del hombre»): Conjunto de *estambres* de una flor. Véase también *gineceo*.

**Aneuploidía:** Condición por la que una célula posee muchas o pocas copias de *cromosomas* concretos. Véase *no disyunción*.

**Angiosperma** (del griego *angion*, «recipiente», y *sperma*, «semilla»: Planta con flores cuyas semillas están contenidas en ovarios que, cuando maduran, se convierten en frutos. Compárese con *Gimnosperma*.

**Anillo de dehiscencia:** Línea de células que rodean los *esporangios* del helecho de aspecto parecido a la columna vertebral, y con paredes engrosadas. Colabora en la dispersión de las esporas.

**Antera:** Estructura del *estambre* compuesta por dos lóbulos y cuatro sacos polínicos.

**Anteridio:** *Gametangio* masculino de un Briófito, helecho u otra planta no productora de semillas. Contiene los espermatozoides producidos por la mitosis.

**Anteridióforo:** Estructura que porta los *gametófitos* masculinos de la hepática *Marchantia*. Presenta una zona superior plana en forma de disco, con *anteridios* incrustados. Véase también *arquegonióforo*.

**Anticodón:** Triplete de *nucleótidos* en el bucle central de una molécula de *ARNt*. Es complementario a uno de los codones del *ARNm*. Véase *traducción*.

**Anual:** Vegetal que completa su ciclo vital durante un único período vegetativo y luego muere. Compárese con *bienal* y *perenne*.

**Aparato o complejo de Golgi:** Todos los *dictiosomas* no conectados en una célula. El aparato de Golgi de una célula colabora en la modificación y transporte de materiales desde la célula a través de la membrana celular. Pone fin a la síntesis de algunos productos del *retículo endoplásmico rugoso* y produce algunos polisacáridos sin celulosa.

**Ápice:** Extremo de una raíz o vástago.

**Apomíctica** (del griego, «lejano al acto de mezclarse»): Semilla que se forma asexualmente.

**Aquenio:** Fruto *indehiscente*, seco, parecido a una nuez pequeña, con un *pericarpo* duro, fino y una sola semilla. Se forma a partir de un único *carpelo*. Los girasoles producen aquenios.

**Árbol filogenético:** Diagrama ramificado que muestra las relaciones evolutivas a través del tiempo.

**Arcilla:** Partículas mínimas del suelo, de diámetro inferior a 0,002 milímetros. Véanse también *arena*, *limo* y *horizonte del suelo*.

**Arena:** Partículas del suelo más grandes, de 0,02 a 2 milímetros de diámetro. Véanse también *arcilla*, *limo* y *horizonte del suelo*.

**ARN (ácido ribonucleico):** Molécula única helicoidal, similar al ADN, pero que tiene como azúcar la ribosa. El ARN juega un papel importante en la dirección de la síntesis de *proteínas*. Véanse *ARN mensajero (ARNm)* y *ARN de transferencia (ARNt)*.

**ARN de transferencia (ARNt):** Molécula de ARN plegada, que se compone de entre 70 y 80 *nucleótidos* implicados en la *traducción* de información genética a moléculas de *proteínas*. Contiene un *anticodón* (sitio de unión de *codones*) y un sitio de unión para los aminoácidos en la cadena proteínica creciente. El *ARNt* es la molécula traductora.

**ARN mensajero (ARNm):** Vehículo de transporte de los mensajes genéticos del *ADN*. El ARNm se fabrica durante la *transcripción*.

**ARNm:** Véase *ARN mensajero*.

**ARNt:** Véase *ARN de transferencia*.

**Arquegonio:** Gametangio femenino en forma de botella de un Briófito o de otra planta no productor de semillas.

**Arquegonióforo:** Tallo con forma de paraguas de la hepática *Marchantia*, que contiene gametóforos femeninos en su parte superior. Véanse también *anteridióforo* y *caliptra*.

**Asca:** Estructura en forma de saco que contiene ascósporas, formadas dentro de un *ascocarpo*.

**Ascocarpo o ascoma:** Cuerpo fructífero de los Ascomicetos.

**Ascogonio:** Oogonio o gametangio femenino de los Ascomicetos.

**Aserrado radial:** Producido al realizar un *corte radial* en madera industrial. Compárese con *aserrado tangencial*.

**Aserrado tangencial:** Producido al realizar un *corte tangencial* en la madera industrial. Compárese con *aserrado radial*.

**Asociación mutualista:** Dícese de la asociación de organismos que se benefician mutuamente, como las asociaciones de raíces con otros organismos, por ejemplo, con hongos del suelo. Véase *micorrizas*.

**ATP-sintasa:** Enzima que utiliza energía de la *ósmosis química* para añadir un fosfato inorgánico ($P_i$) al adenosín difosfato (ADP), para formar *ATP* durante un proceso llamado *fosforilación*.

**Autopolinización:** Proceso que es posible cuando los *gametófitos* masculinos y femeninos se encuentran en la misma planta o en la misma flor. Véase *monoico/a*.

**Autótrofo/a** («que se alimenta a sí mismo»)**:** Vegetal que puede producir su propio alimento mediante fotosíntesis. Véase también *heterótrofo/a*.

**Auxina:** Primera *hormona* vegetal descubierta que se produce en los *meristemos apicales* o cerca de ellos y suprime el crecimiento de las *yemas axilares*. Estimula el crecimiento de las células vegetales. Químicamente, la auxina es ácido indolacético. Véase *dominancia apical*.

**Basidiocarpo o basidioma:** Zona de la seta que permanece por encima del suelo, compuesta por hifas dicarióticas y que genera basidios. Cuerpo fructífero de los Basidiomicetos.

**Basidios:** Células grandes, gregarias, que se forman en los extremos de las hifas dicarióticas dentro de un *basidiocarpo*. La fusión nuclear y la meiosis que se producen en el interior de los basidios dan lugar a las *basidiósporas*.

**Basidiospora:** Espora haploide que produce nuevos *micelios* haploides cuando germina.

**Baya:** Fruto simple, carnoso, que se origina a partir de uno o varios *carpelos*, como, por ejemplo, los tomates, las uvas o los plátanos.

**Bienal:** Planta *herbácea* que generalmente necesita dos períodos vegetativos para completar su ciclo vital. Produce flores y semillas durante el segundo período vegetativo. Compárese con *anual* y *perenne*.

**Biogeografía:** Estudio de los lugares donde se localizan especies de organismos particulares, así como de los períodos en los que colonizaron una determinada región.

**Biología de la conservación:** Campo multidisciplinar de la ciencia que estudia el impacto de la actividad humana en todos los ámbitos del medio ambiente.

**Bioma:** Uno de los principales tipos de ecosistemas terrestres y acuáticos que ocupa grandes áreas, como, por ejemplo, bosques, sabanas, praderas y desiertos, y que se caracteriza por presentar tipos de vegetación específicos.

**Biorremediación:** Uso de los *procariotas* para la limpieza de derrames de petróleo y para la descontaminación de suelos que contienen pesticidas u otras sustancias tóxicas.

**Biosfera:** Fina capa de aire, tierra y agua en la superficie terrestre que se encuentra ocupada por organismos vivos.

**Biotecnología vegetal:** Ciencia cuyo objetivo es obtener plantas y productos vegetales mejorados utilizando técnicas científicas como la ingeniería genética y el cultivo de tejidos.

**Borrones de Southern (análisis de Southern):** Método utilizado para la localización de secuencias de nucleótidos específicas en una muestra de *ADN*.

**Bráctea:** Hoja modificada en la base de una flor.

**Brasinosteroide:** *Hormona* vegetal esteroide que posee efectos similares a los de la *auxina*.

**Briófitos** (del griego *bryon*, «musgo», y *phyton*, «planta»): Grupo de pequeñas plantas sin flores que evolucionaron hace entre unos 450 y unos 700 millones de años a partir de ancestros parecidos a las algas. Comprenden las hepáticas, los antoceros y los musgos.

**Briólogo:** Científico que estudia los *Briófitos* (hepáticas, antoceros y musgos).

**Bulbo:** Estructura de tallo modificada en la que el almidón se acumula en hojas gruesas y carnosas adheridas al tallo. Compárese con *cormo* y *tubérculo*.

**Cadena alimentaria:** Secuencia de transferencia de alimentos de un organismo al siguiente, comenzando por el productor de los mismos.

**Cadena de transporte de electrones:** Conjunto de vehículos de transporte de electrones (como el *NADH, NADPH, $FADH_2$* y citocromos) que traspasan un electrón de la *clorofila a* a través de una serie de *reacciones de oxidación-reducción* durante la *fotosíntesis*, así como durante la *respiración*.

**Caducifolio/a:** Dícese de las plantas que pierden todas sus hojas en ciertas estaciones del año. Véase también *zona de abscisión*.

**Caliptra:** Estructura delgada, con aspecto de caperuza, que procede del *arquegonio* de algunas hepáticas y musgos, y cubre parcialmente la cápsula o esporangio.

**Cáliz:** Conjunto de *sépalos* alrededor del capullo de una flor. Véanse también *corola* y *perianto*.

**Calosa:** Molécula de carbohidratos formada alrededor de la placa cribosa por un *elemento de tubo criboso* dañado.

**Callo:** Masa de células no diferenciadas empleada en el *cultivo de tejidos*, que se estimula mediante la acción de hormonas en un medio de cultivo para que alcance la diferenciación de los tejidos y órganos de todo el vegetal.

**Cámbium suberoso o del corcho:** Meristema secundario o tejido que produce nuevo tejido dérmico. También conocido como *felógeno* (del griego *phellos*, «súber», y *genos*, «nacimiento»). Compárese con *cámbium vascular*.

**Cámbium vascular** (del latín *cambire*, «intercambiar»): *Meristema secundario* que produce *xilema* secundario y *floema* secundario. Compárese con *cámbium suberoso*.

**Capacidad de carga:** *Población* máxima que puede soportar un medio con sus recursos.

**Cápsula:** Fruto seco *dehiscente* que puede abrirse mediante varias fisuras, distintas según la especie. Todas las cápsulas se desarrollan, al menos, a partir de dos *carpelos*. Por ejemplo, las amapolas, los lirios y las orquídeas.

**Carácter:** Característica heredada que se puede observar o medir, como la altura, el color de las flores o la forma de las semillas, y que tiene dos o más *rasgos* distinguibles, como alto o bajo, rojo o blanco, rugoso o liso. Los caracteres están relacionados con los genes, y los rasgos con los *alelos* de cada gen específico.

**Carácter derivado compartido:** *Homología* exclusiva de un grupo concreto.

**Carácter primitivo compartido:** *Homología* que no es exclusiva de los organismos que se estudian.

**Carbohidrato:** *Macromolécula* compuesta de carbono, hidrógeno y oxígeno en subunidades de $CH_2O$. Los azúcares son carbohidratos que proporcionan y almacenan energía y pueden servir como bloques de construcción para carbohidratos mayores, como la celulosa, en una pared celular vegetal, o el almidón, que almacena la energía para las semillas.

**Cariogamia:** Fusión nuclear. En los hongos, la cariogamia se produce bastante después de la plasmogamia. Véase también *plasmogamia*.

**Cariópside:** También llamado grano; fruto de una semilla, seco, *indehiscente* con aspecto de *aquenio*. Posee un *pericarpo* duro unido firmemente a la testa de la semilla.

**Carpelo** (del griego *karpos*, «fruto»): Parte femenina portadora de los óvulos en una flor. El conjunto de carpelos se conoce como *gineceo*. Véanse también *ovario, pistilo, estigma* y *estilo*.

**Catalizador:** Sustancia que incrementa el ritmo de una reacción química sin que ésta le afecte. Las enzimas actúan como catalizadores en los sistemas vivos. Véanse también *sitio activo, cofactor, complejo enzima-sustrato, ajuste inducido* y *substrato*.

**Célula anexa:** Célula con núcleo, la cual es adyacente a un *elemento del tubo criboso* y le proporciona proteínas.

**Célula cribosa:** Célula simple conductora de agua en los helechos y Coníferas, que funciona básicamente como el *elemento de tubo criboso* en las plantas con flores.

**Célula del clorénquima:** *Célula del parénquima* especializada donde tiene lugar la fotosíntesis.

**Célula del colénquima** (del griego *kolla*, «pegamento»): Célula alargada viva que proporciona sostén flexible a un vegetal. Compárese con *célula del parénquima* y *célula del esclerénquima*.

**Célula del esclerénquima** (del griego *skleros*, «duro»): Célula estructural no viva, con *paredes celulares secundarias* endurecidas por la lignina. Véanse también *célula del colénquima, fibra* y *célula del parénquima*.

**Célula del parénquima** (del griego *parenchein*, «verter a un lado»): Tipo de célula más común y menos especiali-

zado en la mayor parte de las plantas. Véanse también *célula del clorénquima*, *célula del colénquima* y *célula del esclerénquima*.

**Célula derivada:** Célula hija que es empujada hacia el exterior del *meristema* y bien se divide de nuevo, bien inicia la elongación y *diferenciación*. Su célula hermana permanece como *inicial*.

**Célula envolvente del haz:** Células que rodean el haz vascular en las plantas con flores. En las plantas $C_4$, son grandes y fotosintéticas, y se encuentran en el lugar donde se producen las reacciones del *ciclo de Calvin*.

**Célula espermática:** Célula reproductora sexual masculina carente de flagelos, gameto masculino en la mayoría de Gimnospermas y en todas las Angiospermas.

**Célula inicial:** *Célula meristemática* que permanece dentro del meristema como germen para el nuevo crecimiento.

**Célula inicial fusiforme** (del latín, «extremos en punta»): *Célula inicial* que surge entre los *haces vasculares* y produce nuevas células del *xilema* y el *floema*. Véase también *célula inicial radial*.

**Célula inicial radial:** Célula inicial que surge entre los *haces vasculares*, generalmente en forma de cubo. Véase también *célula inicial fusiforme*.

**Célula meristemática:** Célula no especializada que se divide infinitamente hasta producir nuevas células.

**Célula oclusiva o guarda:** Una de las dos células epidérmicas que hay a ambos lados de un poro foliar. La combinación del poro y las células oclusivas constituye un *estoma*.

**Células hijas:** Células nuevas formadas a partir de la división de una sola célula. Véanse *ciclo celular*, *placa celular*, *citocinesis*, *interfase*, *mitosis* y *fragmoplasto*.

**Celulosa:** Componente principal de las paredes celulares vegetales, compuesto por cadenas de moléculas de glucosa.

**Cenocítico/a:** Forma de vida de algunas algas verdeamarillentas y otros *protistas*, que consiste en una única masa citoplasmática que contiene muchos núcleos sin particiones internas que los separen.

**Centro de reacción:** Combinación de una molécula de clorofila *a* y un aceptador primario de electrones, que en conjunto absorben luz para activar la reacción luminosa de la fotosíntesis. Véase también *fotosistema*.

**Centro quiescente** (del latín, «descansar»): Centro esférico de un meristemo apical de la raíz, que contiene las células iniciales.

**Centrómero:** Región de ADN comprimido en un cromosoma que reúne las *cromátidas*. Véase *profase*.

**Centrosoma:** Centro organizador de microtúbulos, de importancia durante la *profase* del *ciclo celular*.

**Chapa:** Sección delgada de madera industrial, producida por un *corte tangencial* angulado y continuo.

**Ciclo celular:** Secuencia de sucesos desde el momento en que una célula surge como resultado de una división celular hasta que se divide. Véanse también *meiosis* y *mitosis*.

**Ciclo de Calvin:** Reacciones fotosintéticas que reúnen azúcares simples de tres carbonos, utilizando ATP y NADPH procedentes de las *reacciones luminosas* y $CO_2$ del aire. Tiene lugar en el *estroma* de los cloroplastos. Se necesitan 3 $CO_2$, 9 ATP y 6 NADPH para formar una molécula de azúcar con tres carbonos. Véase *rubisco*.

**Ciclo de Krebs:** Serie de ocho reacciones enzimáticas de la *respiración* que generan ATP mediante la *fosforilación a nivel de sustrato* y que rompen iones de piruvato en $CO_2$. También generan NADH y $FADH_2$. El ciclo de Krebs sucede a la *glucólisis* y precede a la *fosforilación oxidativa*. Tiene lugar en las mitocondrias y emplea oxígeno. Se detiene cuando no se produce fosforilación oxidativa y por eso precisa oxígeno.

**Ciclo lisogénico:** Ciclo de reproducción vírica en la que los genes víricos que codifican para las proteínas de la cápside no se transcriben y no se producen nuevos virus. Es frecuente cuando las células bacterianas anfitrionas tienen pocos alimentos disponibles. En la lisogenia, el ADN vírico se encuentra estrechamente asociado al ADN huésped o incorporado a él.

**Ciclo lítico:** Ciclo de reproducción vírica en el que las nuevas partículas víricas se reproducen rápidamente. La célula huésped termina por romperse y se liberan virus nuevos para infectar otras células. Compárese con *ciclo lisogénico*.

**Ciclo vital:** Serie de etapas entre los adultos de una generación en una especie y los adultos de la siguiente generación.

**Ciclosis:** Véase *corriente citoplasmática*.

**Cilio:** Apéndice corto, externo, propulsor de una célula, compuesto por *microtúbulos*. Compárese con *flagelo*.

**Cinetocoro:** Compleja estructura de proteínas formada por cada *cromátida* en su propio *centrómero*. Es de relevancia durante la división celular.

**Cisternas:** Sáculos planos, interconectados, que forman la superficie exterior del *retículo endoplásmico*.

**Citocinesis** («movimiento celular»): Separación, durante el *ciclo celular*, del *citoplasma* y los nuevos núcleos en *células hijas*.

**Citoesqueleto** («esqueleto celular»): Constituido por proteínas en forma de hilo: *microtúbulos*, *microfilamentos* y *filamentos intermedios*. Véase también *citosol*.

**Citoplasma** (del griego *cyto*, «célula», *plasma*, «material formado»): Todas las partes de la célula que se encuentran dentro de la *membrana plasmática*, excepto el *núcleo*.

**Citoquinina:** Hormona sintetizada en la raíz, que controla la división y diferenciación celulares. Contrarresta la *dominancia apical* y retrasa el envejecimiento de las hojas.

**Citosol o hialoplasma:** Parte fluida del *citoplasma*.

**Cladística** (del griego *klados*, «rama»): Método para clasificar los organismos a tenor del orden temporal en el que heredaron las *homologías*.

**Clado:** Rama de un *cladograma* que comprende a un antecesor y todos sus descendientes, de los cuales todos comparten uno o más *caracteres* que los hace únicos como rama evolutiva. Véase *monofilético*.

**Cladogénesis:** Evolución de una especie que se divide en dos nuevas, también conocida como evolución ramificada o divergente. Véase también *anagénesis*.

**Cladograma:** Diagrama ramificado que muestra las relaciones evolutivas. Véase también *árbol filogenético*.

**Clase:** Grupo taxonómico superior al *orden* e inferior al *filo*. Por ejemplo, la Clase Charophyceae comprende las algas verdes, parientes de las plantas superiores.

**Clina:** Variación en el *fenotipo* producida al mismo tiempo que una gradación en determinadas características del medio, y que puede medirse.

**Clon:** Descendiente idéntico genéticamente a su único progenitor, creado por reproducción asexual (vegetativa).

**Clonación genética:** Proceso mediante el que se realizan múltiples copias de *ADN recombinante*.

**Clorofila *a*:** *Pigmento* fotosintético de color verde azulado que está implicado directamente en las *reacciones luminosas*. Absorbe luz de las regiones azul-violeta y roja del espectro. Véase también *clorofila b*.

**Clorofila *b*:** *Pigmento* fotosintético de color verde amarillento que actúa como *pigmento accesorio*, mediante la transmisión de energía luminosa a las moléculas de *clorofila a*. Se diferencia de la clorofila *a* en la estructura, sólo por unos pocos átomos.

**Cloroplasto** (del griego *chloros*, «amarillo verdoso»)**:** Orgánulo que contiene pigmentos de clorofila verde, lugar donde se produce la fotosíntesis en las células vegetales. Véanse *sáculos, estroma* y *tilacoide*.

**Codón:** Triplete de nucleótidos en una secuencia de ADN que codifica para un aminoácido o proporciona una señal de «inicio» o «fin». Véanse *exón* e *intrón*.

**Coenzima:** *Cofactor* que es un compuesto orgánico no proteínico, como las vitaminas.

**Co-evolución:** Dícese de los patrones de desarrollo asociados en diferentes especies, como los polinizadores y las plantas, donde las adaptaciones de una especie poseen un efecto selectivo en las adaptaciones de otra especie.

**Cofactor:** Pequeña molécula no proteínica que se une a una *enzima* o *substrato* y favorece una reacción química. Véase también *coenzima*.

**Cofia o caliptra radical:** Conjunto de varias capas de células que protegen el meristema apical de la raíz, cuando ésta se introduce entre las partículas del suelo.

**Cohesión:** Atracción entre moléculas idénticas. La cohesión entre moléculas de agua provoca que la cantidad de agua en un tubo capilar aumente. Véase también *adhesión*.

**Comensalismo:** Interacción entre dos especies en la que una se ve beneficiada, mientras que la otra no se ve afectada. Por ejemplo, un epífito que vive en la copa de un árbol en la selva.

**Complejo enzima-substrato (ES):** Véase *sitio activo*.

**Comunidad clímax o climácica:** Comunidad que permanece relativamente estable a menos de que sufra una alteración importante.

**Comunidad:** Grupo de especies que pueblan un área determinada. Componentes bióticos de los ecosistemas.

**Conidio:** Espora asexual de los Ascomicetos y de algunos Basidiomicetos. Véase también *ascogonio*.

**Cormo:** Tallo subterráneo con forma de bulbo, aunque compuesto principalmente por engrosamiento del tallo y no de las hojas que sirve como reserva de alimento.

**Cornezuelo:** Enfermedad de cereales como el trigo, el centeno y la cebada producida por el ascomiceto *Claviceps purpurea*. Consumir cereales afectados por el cornezuelo puede provocar episodios de alucinaciones y enfermedades graves en las personas que los consumen.

**Corola:** Grupo de pétalos en una flor. Véase también *perianto*.

**Corriente citoplasmática:** Movimiento circular del contenido de una célula alrededor de su vacuola central provocado por los *microfilamentos*. También llamada *ciclosis*.

**Corte radial o circular:** Corte de madera cuya dirección pasa longitudinalmente por el centro del tallo. Compárese con *corte tangencial*. Véase también *aserrado radial*.

**Corte tangencial:** Dirección en el corte de la madera que pese a ser longitudinal, cruza el radio en ángulo recto en vez de pasar por el centro del tallo. Compárese con *corte radial*. Véanse también *aserrado tangencial* y *chapa*.

**Corte transversal:** Dirección del corte de una madera industrial para realizar una sección transversal circular.

**Córtex:** Tejido fundamental que se forma entre el tejido dérmico y el tejido vascular.

**Corteza:** Conjunto de tejidos que rodean el *cámbium vascular*. Parte del *tallo* o *raíz* que rodea la madera. Véanse *corteza interna* y *corteza externa*.

**Corteza externa:** Compuesta por tejido muerto, incluido el *floema* secundario muerto y todas las capas peridérmicas externas al cámbium suberoso más reciente.

**Corteza interna:** Tejido formado por *floema* secundario vivo y floema muerto entre el *cámbium vascular* y el *cámbium suberoso* más interno y activo en ese momento, así como cualquier otro *córtex*.

**Cotiledón:** Primera *hoja* u hojas de un embrión de una planta en desarrollo. Almacena alimentos para la semilla germinante y puede ser grueso o carnoso. Véanse también *epicótilo* e *hipocótilo*.

**Crecimiento determinado:** Modelo de crecimiento en el que un organismo o tejido crece durante un tiempo determinado, muy común en los animales y en los meristemas florales. Compárese con *crecimiento indeterminado*.

**Crecimiento indeterminado:** Crecimiento ilimitado a lo largo de la vida de una planta. Muchos meristemas vegetativos presentan crecimiento indeterminado. Compárese con *crecimiento determinado*.

**Crecimiento primario:** Crecimiento longitudinal de las raíces y vástagos, producido por los *meristemas* en el extremo o *ápice* de cada raíz o vástago. Véase *meristema apical*.

**Crecimiento secundario:** Crecimiento en grosor producido por los *meristemas laterales o secundarios*, común en las Coníferas y en las Dicotiledóneas.

**Cresta:** Pliegues de la membrana interna de la *mitocondria*. Véase también *matriz*.

**Cromátidas:** Hebras hermanas de ADN que se producen durante *la fase S* del *ciclo celular*. Se encuentran unidas entre sí por una estrecha región llamada *centrómero*. Véase también *centrosoma*.

**Cromoplasto** (del griego *chroma*, «color»)**:** *Plastidio* que contiene pigmentos, responsable del color amarillo, naranja o rojo de muchas hojas, flores y frutos. Compárese con *leucoplasto*.

**Cromosoma** (del griego *chroma*, «color», y *soma*, «cuerpo»)**:** Estructura compleja, en forma de hilo, compuesta por

ADN y proteínas asociadas y situada en el núcleo de la célula. Cada cromosoma consta de numerosos *genes*, secciones de ADN que contienen secuencias de nucleótidos donde se almacena el código para fabricar una proteína determinada.

**Cromosoma homólogo:** Uno de los cromosomas de un par que procede de la fertilización de un *huevo* por el *esperma*. Los cromosomas homólogos poseen genes para los mismos *caracteres*.

**Cruzamiento amplio:** Cruzamiento de vegetales relativamente no emparentados, que ocurre de forma ocasional en la naturaleza para producir descendencia fértil si se da una duplicación cromosómica espontánea. Por ejemplo, el trigo surgió como resultado de dos o tres cruzamientos amplios naturales entre vegetales emparentados de diferentes géneros.

**Cruzamiento dihíbrido:** Cruzamiento de dos vegetales cultivados por líneas puras que difieren en rasgos de dos *caracteres*. Por ejemplo, si los caracteres se refieren a la altura y a la forma de la semilla, un vegetal de tamaño grande con semillas lisas puede ser cruzado con un vegetal de tamaño pequeño con semillas rugosas. Véase *cruzamiento monohíbrido*.

**Cruzamiento monohíbrido:** Cruzamiento en el que los progenitores que se cruzan difieren en un rasgo de un carácter particular. Por ejemplo, si el carácter es la altura, un ascendiente de línea pura alto puede ser cruzado con un ascendiente de línea pura bajo. Véase también *cruzamiento dihíbrido* y *primera generación filial* ($F_1$).

**Cuerpo:** En el ápice del vástago, sus capas iniciales subyacentes a la *túnica*, prácticamente equivalente a la *zona central de células madre*, a las partes internas de la *zona periférica* y a la *zona medular*.

**Cuerpo vegetal primario:** Cuerpo vegetal producido por los *meristemos apicales* de los vástagos y las raíces.

**Cultivo de anteras:** Tipo de *cultivo de tejidos* en el que las anteras de las flores se ubican en un medio que induce al *polen* a desarrollarse directamente dentro de la planta sin fecundación.

**Cultivo de meristemos:** Tipo de *cultivo de tejidos* en el que se cultivan unos pocos milímetros próximos al *ápice* de un vástago en un medio que fomenta el desarrollo de las *yemas axilares*, para convertirse en vegetales completos.

**Cultivo de tejidos:** Método para el cultivo de un vegetal, de órganos vegetales o de tejidos vegetales completos a partir de células, en un medio artificial rico en nutrientes y hormonas. Véase *cultivo de anteras*, *callo* y *cultivo de meristemas*.

**Cultivo hidropónico** (del griego *hydro*, «agua», y *ponos*, «labor»): Cultivo sin suelo en el que los nutrientes minerales, generalmente suministrados por el suelo se mezclan en una solución líquida utilizada para irrigar las raíces del vegetal.

**Cutícula:** Capa en el exterior de la pared celular compuesta de cera y de una sustancia grasa llamada cutina, que evita la pérdida de agua.

**Dendrocronología** (del griego *dendron*, «árbol», y *chronos*, «tiempo»): Ciencia que se encarga de datar los anillos de los árboles y de interpretar la climatología.

**Densidad:** Cantidad de materia por unidad de volumen, relativa a la dureza de la madera. Véase también *gravedad específica*.

**Deriva continental:** Según la *tectónica de placas*, es el lento movimiento de las placas marina y continental sobre la superficie de la Tierra.

**Deriva genética:** Fenómeno que se produce en poblaciones pequeñas de organismos y que demuestra que la frecuencia de *alelos* puede cambiar de forma casual a lo largo de generaciones.

**Desmotúbulo:** Túbulo conector del retículo endoplásmico entre las células, que se encuentra en el *plasmodesmo*.

**Desnaturalización:** Disrupción de la *estructura terciaria* de una *proteína*.

**Dicariótico** («dos núcleos»): Dícese del *micelio* formado por *plasmogamia* que contiene dos núcleos *haploides* diferentes por célula. También llamado *heterocariótico*.

**Dicotiledóneas:** Plantas con flores con dos cotiledones. Por ejemplo, las alubias, guisantes, girasoles, rosas y robles. Compárese con *Eudicotiledóneas* y *Monocotiledóneas*.

**Dictiosoma** (del griego *diktyon*, «tirar»): Conjunto de sáculos planos, unidos por una membrana, que sirven para modificar los componentes moleculares segregados por la célula. Conjunto de todos los *cuerpos de Golgi* en una célula vegetal.

**Diferenciación:** Proceso mediante el que una célula no especializada se convierte en una célula especializada.

**Difusión:** Tendencia de las moléculas a esparcirse espontáneamente por el espacio disponible, desde una región de mayor concentración a otra de menor concentración de soluto. Véase *gradiente de concentración*.

**Difusión facilitada:** Proceso pasivo en el que las proteínas de transporte ayudan a moléculas hidrosolubles a difundirse a través de una *membrana plasmática*. Véase también *transporte activo*.

**Dioico/a** (del griego «dos casas»): Dícese de la planta cuyas flores masculinas y femeninas se encuentran en diferentes pies, como, por ejemplo, en el sauce. Véase también *monoico/a*.

**Diploide** (del griego *diplous*, «doble»): Célula con dos grupos de cromosomas que se simbolizan como 2*n*. Véanse también *haploide* y *poliploidía*.

**Disacárido:** Molécula compuesta a partir de la unión de dos moléculas de monosacáridos o azúcares.

**Disco basal:** Parte del *talo* de un alga parda parecida a la raíz que la fija a un substrato.

**División anticlinal:** División de células de forma perpendicular a la superficie. Compárese con *división periclinal*.

**División periclinal:** División celular paralela a la superficie. Compárese con *división anticlinal*.

**Doble fecundación:** Característica definitoria de las plantas con flores, por la que una célula espermática se combina con la ovocélula y la otra con los núcleos polares.

**Doble hélice:** Típico de la estructura de las moléculas de *ADN*, en la que dos cadenas de *nucleótidos* se entrelazan y se unen a enlaces de hidrógeno entre las bases.

**Dominancia apical:** Supresión del crecimiento de una *yema axilar* a causa de la *auxina* producida por una yema terminal.

**Dominancia incompleta:** Tipo de herencia en la que los *caracteres* no están controlados un alelo *dominante* y otro *recesivo*.

**Dominio:** Categoría taxonómica superior y más general de los organismos. Por ejemplo, el dominio Eukarya comprende todos los organismos eucariotas.

**Drupa:** Fruto simple y carnoso que se desarrolla a partir de las flores con *ovarios súperos* y un *óvulo*. Ejemplos de drupas son las olivas, melocotones y almendras.

**Durabilidad:** Punto hasta el que la madera es resistente a la ruptura o descomposición debido a la acción de hongos, bacterias e insectos.

**Ecología** (del griego *oikos*, «hogar familiar», y *logos*, «estudio de»): Estudio del medio ambiente de la Tierra y de sus organismos.

**Ecosistema:** Conjunto de todos los organismos y todos los componentes inertes de un medio, que interactúan entre sí.

**Ectomicorrizas:** Asociación *mutualista* entre raíces y hongos en la que los hongos no penetran en las raíces del vegetal. Compárese con *endomicorrizas*.

**Eláter:** Célula alargada del esporangio de una hepática. Los eláteres absorben agua, lo cual hace que giren y se den vuelta, colaborando en la dispersión de las esporas. Asimismo, en los equisetos o colas de caballo, los eláteres son bandas de tejido adheridas a las esporas que absorben agua y, para ayudar a la dispersión de nuevo, mueven las esporas alrededor.

**Electroforesis en gel:** Proceso que distribuye los fragmentos de ADN por tamaño, a medida que se mueven por un gel polimérico en respuesta a una corriente eléctrica. Los grupos de fosfato del ADN cargados negativamente dan lugar a fragmentos de ADN, que son atraídos hacia el polo cargado positivamente (cátodo).

**Electroporación:** Método para insertar *ADN* clonado en una célula vegetal utilizando un impulso corto de corriente eléctrica.

**Elemento de control:** Segmento de ADN no codificador donde los *factores de transcripción* pueden unir a los *genes* y ejercer control sobre la expresión de uno o más de ellos.

**Embrión:** Producto de una ovocélula fecundada por espermatozoides o célula espermática que se desarrolla hasta convertirse en un organismo adulto. Véase también *semilla*.

**Enación** (del latín *enatus*, «sobresalir»): Pequeña protuberancia de tejido verde no vascularizado, con forma de escama, que hace las funciones de hoja en algunas psilotáceas (Psilotofitas).

**Endergónica** («energía hacia el interior»): Dícese de la reacción química que necesita una entrada neta de energía libre. Véase también *exergónica*.

**Endocarpo:** Conjunto de partes internas del *pericarpo*.

**Endocitosis:** Proceso mediante el cual las células vegetales absorben grandes moléculas. Compárese con *exocitosis*.

**Endodermis:** Capa de células alrededor de la *estela* que regula el flujo de sustancias entre el córtex y el tejido vascular. Véase también *periciclo*.

**Endomicorrizas:** Tipo de asociación *mutualista* en la que los hongos penetran en las raíces del vegetal y producen estructuras ramificadas, que presionan las membranas de las células vegetales para obtener nutrientes. Véase también *ectomicorrizas*.

**Endosperma:** Tejido nutritivo que rodea el embrión en desarrollo en las plantas con flores.

**Endospórico:** Dícese del desarrollo de gametófito dentro de la pared de la espora, como tiene lugar, por ejemplo, en las selaginelas.

**Energía:** Capacidad para realizar un trabajo. Véanse también *primera ley de la Termodinámica*, *energía cinética*, *energía potencial* y *segunda ley de la Termodinámica*.

**Energía cinética:** Energía relacionada con el movimiento.

**Energía de activación:** Absorción de energía inicial necesaria para iniciar una reacción química.

**Energía potencial:** Energía almacenada debida a la posición o composición química de un objeto.

**Entrenudo:** Tramo del tallo entre dos nudos. Véase *nudo*.

**Entropía:** Grado de desorden en una muestra de materia.

**Envoltura nuclear:** Par de membranas que rodea el núcleo. Sus poros controlan el movimiento de las sustancias hacia el interior y hacia el exterior del núcleo.

**Enzima:** *Proteína* que ayuda a regular las reacciones químicas en una célula.

**Enzima de restricción:** Enzima bacteriana que rompe los enlaces entre nucleótidos del ADN específicos. Se utiliza en la Ingeniería genética para fragmentar el ADN. Véase *ADN recombinante*.

**Epicótilo:** Porción del tallo de una planta embrionaria por encima del *cotiledón* que se desarrolla a partir de la *plúmula*. Véase también *hipocótilo*.

**Epidermis:** Capa única y más externa de tejido dérmico protector, que se forma durante el primer año de crecimiento de un vegetal y en todo el tejido nuevo siguiente. Véase también *peridermis*.

**Epífito/a** (del griego *epi-*, «sobre», y *phyton*, «vegetal»): Vegetal que crece sobre otro buscando soporte, pero que se alimenta por sí solo.

**Epistasis (a veces, epistasia):** Situación en la que un *gen* interacciona con otro y altera su efecto.

**Epíteto específico:** Segunda parte del nombre *binómico* de una especie.

**Equilibrio puntuado:** Modelo evolutivo ideado por Niles Eldredge y Stephen Jay Gould, en el que una serie de períodos largos de poco o ningún cambio evolutivo se encuentran interrumpidos por breves períodos de cambio rápido. Véase también *radiación adaptativa*.

**Equilibrio:** Distribución aleatoria y equitativa de sustancias u organismos.

**Esclereida:** *Célula del esclerénquima* cúbica o esférica, frecuente en las cáscaras de nuez o en los huesos de los frutos.

**Escutelo:** *Cotiledón* de un embrión monocotiledóneo que está unido al eje embrionario que contiene los *meristemas* del vástago y de la raíz.

**Especie:** Generalmente, dícese del organismo que se enclava dentro de un *género*. Técnicamente, se designa por un *binomio* que consta de *género* y *epíteto específico*.

**Especie clave:** Especie de fuerte influencia en la estructura de la comunidad, aunque puede no ser especialmente abundante.

**Especie dominante:** Especie que posee el mayor número de individuos, la mayor biomasa o cualquier otro indicador de importancia en la comunidad. Véase también *especie llave.*

**Espécimen tipo:** Espécimen identificado de un vegetal conservado en un herbario. Puede utilizarse para determinar si otro espécimen es miembro de la misma especie.

**Espectro de absorción:** Medida de la capacidad de un pigmento para absorber varias longitudes de onda de la luz.

**Espectro de acción:** Perfil de eficacia de las diferentes longitudes de onda de la luz a la hora de activar un proceso como la fotosíntesis. Se determina proyectando luz en cloroplastos intactos y midiendo la emisión de oxígeno.

**Espermatozoide:** Célula reproductora sexual masculina que porta flegelos, gameto masculino en Briófitos, plantas vasculares sin semilla.

**Espina caulinar:** Tallo modificado afilado que surge de una yema axilar donde la hoja se une a un tallo. Véanse también *aguijón* y *espina foliar*.

**Espina foliar:** Hoja o estípula modificada afilada. Véanse también *aguijón* y *espina caulinar.*

**Espora:** Célula reproductora vegetal que puede convertirse en un adulto sin necesidad de fusionarse con otra célula reproductora. Véanse también *reproducción asexual* y *reproducción sexual.*

**Esporangio:** Estructura hueca, derivada de una o más células, que contiene esporas.

**Esporangióforo:** En *Rhizopus stolonifer* y otros hongos, una de las diversas *hifas* verticales, cada una de las cuales contiene un esporangio en el extremo. Véase *zigóspora.*

**Esporófilo:** Hoja modificada que produce esporas y que se encuentra en las flores y conos, así como en algunas plantas no productoras de semillas. Véase también *esporangio.*

**Esporófito** (del griego, «vegetal productor de esporas»): Una de las dos generaciones pluricelulares de una planta, compuesta por células *diploides.* Véanse también *alternancia de generaciones* y *gametófito.*

**Esquizocarpo:** Fruto simple, seco, *indehiscente,* que aparece en el perejil, las zanahorias, el eneldo y el apio, así como en el arce. Los esquizocarpos poseen un *pericarpo* duro y fino, compuesto de uno o más carpelos, que se abre en dos partes o más, cada una de las cuales contiene una semilla.

**Estambre:** Parte masculina, productora de *polen,* de una flor. El conjunto de estambres se denomina *androceo.* Véase también *antera* y *carpelo.*

**Estatolito:** Plastidio especializado en las células de la cofia radicular relleno de densos granos de almidón; posible explicación para el *gravitropismo.*

**Estela** (del griego, «pilar»): Cilindro central de una raíz o tallo rodeado por el *córtex.* Véase también *periciclo* y *protostela.*

**Estigma:** Estructura en el borde superior de uno o varios *carpelos* que posee una superficie pegajosa para el *polen.*

**Estilo:** Sección media de uno o varios *carpelos* soldados que conecta el *estigma* con el *ovario.*

**Estípite:** Estructura con forma de tallo, frecuentemente hueca. Parte del *talo* de un alga parda.

**Estípula:** Una de las dos hojitas que surgen en la parte basal del pecíolo de una hoja. Algunas estípulas rodean el pecíolo.

**Estolón:** Tallo aéreo, horizontal, también llamado tallo rastrero. Compárese con *rizoma.*

**Estoma** (del griego *stoma,* «boca»): Poro en una hoja regulada por dos *células oclusivas* que controla el movimiento de vapor de agua, $CO_2$ y $O_2$.

**Estróbilo:** Cono compuesto por esporófilos modificados que presentan las Gimnospermas y los miembros de Lycophyta y Sphenophyta.

**Estroma:** Fluido que rodea a los *tilacoides,* sitio de producción y reserva de azúcares en los *cloroplastos.*

**Estromatolito:** Roca compuesta por capas de restos fosilizados de *procariotas* cuya edad es de 3.500 millones de años. La capa superior puede contener células vivas.

**Estructura cuaternaria:** Distribución espacial de más de una cadena de *polipéptidos* en una *proteína.*

**Estructura primaria:** Secuencia de aminoácidos en una *proteína.*

**Estructura secundaria:** Giro y pliegue local de una cadena de *polipéptidos* en una *proteína,* estabilizados por enlaces de hidrógeno. Las hélices alpha ($\alpha$) y las láminas beta plegadas ($\beta$) son ejemplos de estructuras proteínicas secundarias.

**Estructura terciaria:** El modelo tridimensional general para plegar una proteína, producido por las interacciones entre los grupos laterales de aminoácidos.

**Etileno:** Gas que actúa como una *hormona* y produce respuestas a la tensión mecánica o estimula respuestas de envejecimiento, como la maduración de los frutos y la abscisión de las hojas.

**Eucariota** (del latín, «núcleo verdadero»): Organismo cuyas células poseen núcleo. Los eucariotas engloban los vegetales, animales, hongos y algas. Compárese con *procariotas.*

**Eudicotiledóneas** («verdaderas» Dicotiledóneas): Grupo de las Dicotiledóneas que pertenece a un grupo común por su evolución y estructura.

**Eustela:** Disposición de los *haces vasculares* en círculo alrededor de la médula, común en la mayor parte de los tallos de los Gimnospermas y Dicotiledóneas. Compárese con *sifonostela.*

**Eutrófico** (del griego *eutrophos,* «bien alimentado»): Dícese de un lago poco profundo y rico en nutrientes. Véase también *oligotrófico.*

**Evolución:** Cambio en la frecuencia de un alelo en una población a lo largo del tiempo.

**Evolución convergente:** Convergencia de diferentes rutas evolutivas, que dan lugar a una similitud en un *carácter* particular entre vegetales que no se encuentran íntimamente relacionados. Por ejemplo, las plantas desérticas conocidas popularmente como cactus proceden de algunas familias diferentes y sin relación mutua.

**Exergónica** («energía hacia el exterior»): Dícese de la reacción química que produce una salida neta de energía libre hacia el exterior. Véase también *endergónica*.

**Exocarpo:** Parte externa, generalmente la piel, de un *pericarpo*.

**Exocitosis:** Proceso en el que moléculas grandes y componentes plurimoleculares abandonan las células vegetales, mediante la fusión de vesículas unidas por membranas con la membrana plasmática. Véase también *endocitosis*.

**Exón:** Parte de un *gen* que codifica para una *proteína*. Véase también *intrón*.

**Exospórico:** Dícese del desarrollo del gametófito en la mayor parte de las plantas vasculares sin semillas y Briófitos, que tiene lugar externamente a la pared de la espora.

**Extremo cohesivo:** Secuencia corta, de una sola hebra, en cada extremo de un fragmento de *ADN* producida por una *enzima de restricción*. Estos fragmentos se enlazan fácilmente con secuencias complementarias de otros fragmentos de ADN producidas por la misma enzima.

**Exudación:** Proceso mediante el cual el agua empujada hacia el tallo por la presión en la raíz puede terminar abandonando las hojas, en forma de gotitas, a través de regiones epidérmicas especializadas.

**Factor de transcripción:** Molécula de *proteínas* que ayuda a unir la ARN-polimerasa a un *promotor*. Generalmente estimula la trascripción, pero también puede inhibirla.

**Familia:** Grupo taxonómico superior al género e inferior al orden. La mayoría de los nombres de familias vegetales termina por *–áceas* (-aceae), como en Solanáceas (Solanaceae).

**Fase $G_1$** («primer *gap* o espacio»): Parte primera relativamente larga del ciclo celular, en la que la célula crece, se desarrolla y comienza a funcionar como un tipo de célula particular.

**Fase $G_2$** («segundo *gap* o espacio»): Parte de la *interfase* posterior a la *fase S*, durante la cual la célula prosigue su normal funcionamiento y se prepara para la división celular.

**Fase S:** Parte de la *interfase* que sigue a la *fase $G_1$*, en la que los cromosomas se replican para producir dos hebras unidas de ADN denominadas *cromátidas*. También se conoce como síntesis del ADN.

**Fecundación:** Unión de dos *gametos* para formar un *zigoto*.

**Felodermis** (del griego *phellos*, «súber», y *derma*, «piel»): Capa fina de células vivas del parénquima, que se originan dentro de cada capa del *cámbium suberoso*.

**Felógeno:** Véase *cámbium suberoso*.

**Feloma:** Véase *súber*.

**Fenólico:** Uno de los grupos de compuestos de hidrocarburos en forma de anillos que carecen de nitrógeno en su estructura, como, por ejemplo, las ligninas, flavonoides y alelopáticos.

**Fenotipo:** Apariencia física de un organismo. Compárese con *genotipo*.

**Fermentación:** Ruta *anaeróbica* de descomposición del piruvato que tiene lugar al completo dentro del *citosol*. La fermentación sucede a la glucólisis y genera etanol o ácido láctico.

**Fibra:** *Célula del esclerénquima* alargada con paredes secundarias gruesas reforzadas por la *lignina*, común en los troncos de los árboles. Véase también *esclereida*.

**Fijación de carbono:** Proceso que fija o une el carbono del $CO_2$ en una molécula orgánica de tres o cuatro carbonos.

**Fijación de nitrógeno:** Conversión del gas nitrógeno en iones de nitrato o amonio por parte de bacterias del suelo. Véase también *nódulo radicular*.

**Filamentos intermedios:** Componentes del *citoesqueleto*, más gruesos que los *microfilamentos*, pero más delgados que los *microtúbulos*, formados por proteínas lineales. Los filamentos intermedios contribuyen a mantener el núcleo en una posición permanente dentro de la célula, así como a controlar su forma.

**Filo:** Grupo taxonómico superior a la *clase* e inferior al *reino*, como el filo Coniferophyta.

**Filogenia:** Historia evolutiva de especies emparentadas.

**Filotaxis (a veces, filotaxia)** (del griego, «orden de las hojas»): Patrón básico de disposición de las hojas. Véase *alterna*, *opuesta* y *verticilada*.

**Fitocromo:** Fotorreceptor que absorbe luz y provoca efectos de desarrollo. Véase *fototropismo*.

**Fitoplancton:** Conjunto de organismos microscópicos, fotosintéticos, que flotan libremente cerca de la superficie de océanos y lagos.

**Flagelo:** Apéndice largo, externo y propulsor de una célula. Los flagelos de los eucariotas se componen de microtúbulos. Compárese con *cilio*.

**Floema:** Tejido que mueve azúcares y otros nutrientes orgánicos desde las hojas hasta el resto de la planta. Véanse también *savia* y *xilema*.

**Flor actinomorfa** (del griego *aktis*, «rayo»): Flor en forma radial o *flor regular*.

**Flor bisexual:** Flor que tiene tanto *estambres* como *carpelos*. También llamada *flor perfecta*.

**Flor completa:** Flor que contiene los cuatro tipos de hojas modificadas: *pétalos*, *sépalos*, *estambres* y *carpelos*.

**Flor imperfecta:** Véase *flor unisexual*.

**Flor incompleta:** Flor que carece de uno o más de los cuatro tipos de hojas modificadas: *pétalos*, *sépalos*, *estambres* y *carpelos*.

**Flor irregular:** Flor con simetría bilateral, también llamada *zigomorfa*.

**Flor perfecta:** Véase *flor bisexual*.

**Flor regular:** Flor con simetría radial, también llamada *flor actinomorfa*.

**Flor unisexual:** Flor que presenta *estambres* o *carpelos*, pero no ambos. También llamada *flor imperfecta*.

**Floración prematura:** Rápida producción de un tallo de larga floración, provocada por la *giberilina*.

**Florígeno:** Sustancia hipotética que promueve la floración en los vegetales, probablemente una mezcla de hormonas fabricadas en las hojas, en respuesta a la duración inductiva del día, y transportada hacia los ápices vegetativos de los vástagos, que se transforman en meristemos florales.

**Flujo genético:** Movimiento de alelos de una población a otra como resultado de la polinización cruzada o de algún otro tipo de cruzamiento.

**Folículo:** Fruto simple, *dehiscente*, seco, que presenta un solo carpelo y se abre por la línea de sutura de éste para liberar las semillas. Son ejemplos de folículos las asclepias, aguileñas y magnolias.

**Fosforilación a nivel de substrato:** Producción enzimática de *ATP* que no implica transporte osmótico químico de protones. Tiene lugar durante la *glucólisis*. Compárese con *fosforilación oxidativa* y *fotofosforilación*.

**Fosforilación:** Transferencia de un grupo fosfato desde una molécula de una sustancia hasta otra sustancia diferente. Son ejemplos la formación de la glucosa-6-fosfato a partir de glucosa y ATP, en la primera fase de la glucólisis, y la formación de ATP a partir de ADP y fosfato inorgánico. Véanse también *fosforilación oxidativa* y *fosforilación a nivel de substrato*.

**Fosforilación oxidativa:** Reacciones de la respiración celular que producen *ATP* utilizando energía de NADH en lugar de energía luminosa. Se produce principalmente en las membranas internas de la mitocondria y utiliza moléculas de la cadena de transporte de electrones. La fosforilación oxidativa produce aproximadamente 34 moléculas de ATP por cada molécula de glucosa. El oxígeno es el aceptador terminal de electrones, pues el $O_2$ se convierte en $H_2O$. Compárese con la *fotofosforilación* y la *fosforilación a nivel de substrato*. Véase también *ciclo de Krebs*.

**Fotoautótrofo:** Organismo que obtiene la energía a través de la fotosíntesis: plantas, algas y bacterias fotosintéticas.

**Fotoblástica:** Dícese de la semilla que necesita activarse por medio de la luz.

**Fotofosforilación:** Proceso de formación de *ATP* a partir de ADP, utilizando *ATP-sintasa* y energía luminosa.

**Fotoheterótrofo:** Organismo que obtiene la energía de la luz y el carbono a partir de compuestos orgánicos.

**Fotón:** Conjunto de energía electromagnética. La energía de un fotón depende de su longitud de onda.

**Fotoperiodicidad:** Respuesta vegetal a la duración relativa de la noche y el día. Véanse *planta de día neutro*, *planta de día largo (PDL)* y *planta de día corto (PDC)*.

**Fotorrespiración:** Proceso habitual en las plantas $C_3$ en períodos de clima caluroso y seco, en los que los estomas se cierran para evitar la deshidratación. La fotorrespiración produce $CO_2$, pero no lo fija. Utiliza luz y consume oxígeno, pero no produce ATP o alimentos. La fotosíntesis de las $C_4$ y el *metabolismo ácido de crasuláceas* son adaptaciones en otras especies vegetales que minimizan la fotorrespiración.

**Fotosíntesis:** Proceso mediante el cual los vegetales utilizan la energía solar para fabricar su propio alimento, transformando el dióxido de carbono y el agua en azúcares que almacenan energía química. Véanse *ciclo de Calvin* y *fijación de carbono*.

**Fotosistema:** Una de las dos unidades que recogen luz, compuestas por un *centro de reacción* y *pigmentos accesorios*. Absorbe energía solar por el lateral del *estroma* de la membrana *tilacoide*.

**Fototropismo:** Crecimiento hacia la luz o en contra de ella. Véase *fitocromo*.

**Fragmoplasto:** Cilindro que consta de *microtúbulos* que se derivan del huso y se alinean entre los núcleos hijos. Esta estructura forma una placa celular.

**Fronde:** Megáfilo esporofítico (hoja) de un helecho. Sitio de producción de esporas.

**Fronde circinada:** Fronde arrollada e inmadura de un helecho.

**Fruto agregado:** Fruto que se origina a partir de una flor con muchos *carpelos* libres. Por ejemplo, las zarzamoras, fresas y magnolias.

**Fruto complejo:** Fruto en el que otras partes de la flor vecinas al ovario se convierten en parte del mismo.

**Fruto dehiscente** (del latín, «partirse»)**:** Fruto seco que se abre al estar maduro para esparcir las semillas. Véase también *cápsula*, *folículo*, *legumbre* y *silícula*.

**Fruto múltiple:** Uno de los varios frutos que se desarrollan a partir de los *carpelos* de más de una flor en una única *inflorescencia*. Por ejemplo, las piñas o los higos.

**Fruto simple:** Fruto que se desarrolla a partir de un *carpelo* o de varios carpelos soldados.

**Fuente de azúcares:** Parte de un vegetal que produce azúcares, generalmente las hojas y tallos verdes.

**Gametangio:** Estructura unicelular o pluricelular que produce gametos. Véanse *anteridio* y *arquegonio*.

**Gametangióforo:** Estructura gametofítica de algunos Briófitos que porta los gametangios.

**Gameto** (del griego *gamein*, «casarse»)**:** Célula sexual haploide. Véanse también *embrión* y *zigoto*.

**Gametófito** («vegetal productor de gametos»)**:** Una de las dos formas pluricelulares de una planta. Está compuesto por células haploides. Véase también *alternancia de generaciones* y *esporófito*.

**Gema** (del latín *gemma*, «yema»)**:** Propágulo de reproducción asexual en las hepáticas y musgos, pequeño y pluricelular, que crece hasta convertirse en un nuevo gametófito al desprenderse del vegetal progenitor.

**Gen homeótico:** *Gen* que controla el esquema corporal de un organismo, mediante la gestión de determinados órganos, a fin de que se formen en el lugar adecuado durante el desarrollo.

**Gen:** Secuencia específica de nucleótidos de ADN que codifican para una proteína.

**Generación isomorfa:** Forma de vida típica de algunas algas, en la que el gametófito y el esporófito son casi idénticos. Véase *isogameto*.

**Género:** Grupo taxonómico superior a la especie e inferior a la familia. Por ejemplo, el género del guisante, *Pisum sativum*, es *Pisum*. El género se escribe con mayúscula inicial y cursiva.

**Genes ligados:** Genes de un *cromosoma* que se segregan como una unidad durante la *meiosis*.

**Genética de poblaciones:** Estudio del comportamiento de los *genes* en las poblaciones.

**Genoma:** Descripción completa del *ADN* de un organismo; todos los genes y cromosomas necesarios para producir un organismo. Por ejemplo, el genoma del guisante posee 14 cromosomas de siete tipos.

**Genómica:** Ciencia especializada en determinar la secuencia de *nucleótidos* de genomas completos. Véase también *Proteómica*.

**Genoteca o librería de genes:** Almacén de información genética que incluye el conjunto de clones de ADN que contienen *plásmidos* con distintos segmentos de *ADN recombinante* extraño.

**Genotipo:** Combinación de *alelos* que posee un organismo (como *PP*, *pp* o *Pp*). Compárese con *fenotipo*.

**Germinación:** Proceso de brotación de una semilla en el que el primer acontecimiento es la salida de la radícula o raíz embrionaria a través de la testa. En un sentido más amplio, la germinación es el comienzo del crecimiento activo de una espora o semilla.

**Giberelina:** Miembro de un grupo de *hormonas* vegetales que influyen en la elongación de la célula y en la germinación de la semilla.

**Gimnosperma** (del griego *gymnos*, «desnuda», y *esperma*, «semilla»): Planta sin flores con semillas que evolucionó por primera vez hace unos 365 millones de años. Sus descendientes modernos más cercanos son las Coníferas. Compárese con las *Angiospermas*.

**Gineceo** (del griego, «casa de la mujer»): Conjunto de *carpelos* de una flor.

**Glucólisis (también glicólisis)** (del griego *glyco*, «dulce o azúcar», y *lysis*, «división»): Serie de diez reacciones enzimáticas *anaeróbicas* que tienen lugar en el *citosol*, con el fin de dividir un azúcar de seis carbonos (glucosa) en dos moléculas de piruvato y producir dos moléculas de *ATP*. Comprende los pasos iniciales de la *respiración*. La glucólisis produce ATP mediante *fosforilación a nivel de sustrato*. Viene sucedida de las reacciones del *ciclo de Krebs* o de la *fermentación*, dependiendo de si hay oxígeno presente o no.

**Glioxisoma:** Tipo de *microcuerpo* cuyas enzimas ayudan a convertir las grasas almacenadas en azúcares, especialmente importante en las semillas germinantes.

**Gradiente de concentración:** Coeficiente de transición entre las regiones de mayor y menor concentración de *soluto*. Véase *difusión*.

**Grano de polen:** *Gametófito* masculino formado a partir de una espora en los sacos polínicos de una *antera*.

**Gravedad específica:** Proporción de peso de la madera con respecto al peso de un volumen equivalente de agua a temperatura ambiente. Véase también *densidad*.

**Gravitropismo:** Crecimiento hacia la gravedad o en contra de ella.

**Grupo hermano o externo:** Especie o grupo de especies íntimamente relacionado con un grupo interno, pero no tanto como los miembros de este último entre sí. Se utiliza en la creación de *cladogramas*.

**Grupo interno:** Grupo de organismos que se estudian al crear un *cladograma*. Compárese con *grupo hermano o externo*.

**Hábitat:** Lugar donde vive un vegetal. Por ejemplo, los musgos viven en un hábitat húmedo y oscuro, mientras que los girasoles prefieren un hábitat soleado y seco.

**Haces vasculares:** Hebras de tejido vascular compuestas por *xilema* y *floema*, comunes en los tallos de todas las plantas vasculares.

**Haploide** (del griego *haplous*, «único»): Célula con un único conjunto de cromosomas que se simboliza como *n*. Véanse también *diploide* y *poliploidía*.

**Haustorio:** Raíz parásita que penetra en los tallos y raíces de otros vegetales para obtener agua, minerales y moléculas orgánicas.

**Heliotropismo:** Seguimiento del sol; el heliotropismo es la acción de las flores u hojas que durante el día siguen al sol o lo evitan.

**Hemicelulosa:** Pared celular parecida a la celulosa, pero con una estructura menos ordenada.

**Herbáceo/a:** Dícese de una planta no leñosa, con muy poco *crecimiento secundario* o ninguno.

**Herencia citoplasmática:** Herencia provocada por los genes de los cromosomas pequeños de la mitocondria y de los cloroplastos. También se conoce como herencia material, ya que el *huevo* contiene el *citoplasma* con orgánulos para la nueva generación, mientras que el *esperma* no.

**Herencia poligénica:** Dícese de la herencia en la que los *caracteres* son controlados por más de un *gen*. A menudo, los *fenotipos* presentan una continuidad de valores. Véase también *pleiotropía*.

**Hesperidio:** Tipo de fruto similar a una baya, pero con una piel coriácea que produce aceites aromáticos, como, por ejemplo, los cítricos.

**Heterocariótico** («núcleos diferentes»): Véase *dicariótico*.

**Heteromorfa:** Dícese de generaciones alternas en las que el esporófito y el gametófito presentan apariencias bastante diferentes. Compárese con *generación isomorfa*.

**Heterospórico:** Que produce dos tipos de esporas: megásporas y micrósporas. Véase también *homospórica*.

**Heterótrofo** («que se alimenta por otro»): Organismos, como los animales, que obtienen los alimentos a partir de otros organismos. Véase también *autótrofo*.

**Heterozigótico:** Vegetal que posee dos *alelos* diferentes para un solo *gen*. Compárese con *homozigótico*.

**Hidrófilo/a** («que ama el agua»): Sustancia hidrosoluble, como la mayor parte de los azúcares simples.

**Hidrófobo/a** («que odia el agua»): Sustancia que no es hidrosoluble, como un lípido.

**Hidroide:** Célula conductora de agua presente en numerosos *musgos* y que colectivamente se denomina *hadrón*. Los hidroides se parecen a las traqueidas, aunque carecen de engrosamientos especializados en las paredes secundarias. Véase *leptoide*.

**Hidrólisis:** División de una célula mayor en dos más pequeñas durante un proceso en el que también se divide agua y se añade $H^+$ o $OH^-$ a cada producto. Es el proceso contrario a una *síntesis de deshidratación*.

**Hidrotropismo:** Crecimiento hacia el agua o en contra de ella.

**Hifa:** Filamento largo de células que forma el cuerpo de un hongo.

**Hipertónica** (del griego *hyper*, «encima»): Solución con mayor concentración de *soluto* que otra. Véase también *hipotónica*, *isotónica* y *ósmosis*.

**Hipocótilo:** Porción de tallo embrionario que se encuentra bajo el *cotiledón* y por encima de la *radícula*. Véase también *epicótilo*.

**Hipótesis presión-flujo:** Mecanismo para el transporte del *floema*, sugerido por primera vez por Ernst Munch en 1927.

**Hipótesis:** Respuesta tentativa a una cuestión en la que se trata de aunar datos en una relación causa-efecto. Suposición fundamentada que puede ser probada. Véase también *teoría*.

**Hipotónica** (del griego *hypo*, «debajo»): Dícese de una solución con mayor concentración de *soluto* que otra. Véase también *hipertónica*, *isotónica* y *ósmosis*.

**Hoja:** Principal órgano fotosintético de las plantas modernas.

**Hoja compuesta:** Hoja en la que el limbo se halla dividido en folíolos. Compárese con *hoja simple*.

**Hoja simple:** Hoja con un limbo único, no dividido. Puede ser dentada o lobulada. Compárese con *hoja compuesta*.

**Homología:** Similitud entre dos vegetales que pueden haber heredado un rasgo del mismo antecesor. Compárese con *analogía*.

**Homosporia:** La producción de un mismo tipo de espora, que puede dar lugar a gametófitos masculinos y femeninos separados o en gametófitos bisexuales, dependiendo de la especie.

**Homospórico:** Que produce un tipo de espora, característico de numerosas plantas vasculares sin semillas como los Briófitos. Compárese con *heterospórico*.

**Homozigótico:** Vegetal que posee dos copias del mismo *alelo* para un solo *gen*. Compárese con *heterozigótico*.

**Horizonte del suelo:** Perfil horizontal del suelo, medido a partir de la capa más superior hacia abajo. Véase *suelo vegetal*.

**Hormona** (del griego *hormon*, «despertar o estimular»): Compuesto orgánico de organismos pluricelulares que provoca respuestas de desarrollo o crecimiento en células meta. Existen algunas importantes como la *auxina*, el *etileno* y la *giberelina*.

**Imbibición:** Proceso pasivo en el que una semilla seca absorbe agua para comenzar a germinar.

**Incision anular:** Retirada de toda la corteza en forma de anillo completo alrededor del árbol. La incisión anular interrumpe el transporte floemático y mata el árbol.

**Indehiscente:** Fruto seco que permanece cerrado al madurar. Son ejemplos los *aquenios*, *cariópsides*, *avellanas*, *sámaras* y *esquizocarpos*.

**Índice de humedad:** Porcentaje de agua en la madera con respecto al peso.

**Indusio:** Estructura con forma de paraguas que cubre los *soros* en una hoja de helecho.

**Inflorescencia:** Agrupación de flores con una disposición determinada sobre un *pedúnculo*.

**Ingeniería genética:** Proceso mediante el que se mueven y modifican genes para producir vegetales con los rasgos deseados.

**Intercambio de cationes:** Proceso en el que los iones de hidrógeno segregados por las raíces se intercambian con los cationes minerales unidos a las partículas del suelo.

**Interfase:** Parte larga del ciclo celular en la que las células se preparan para dividirse. Véanse *fase* $G_1$, *fase* $G_2$ y *fase S*.

**Intersticio foliar:** Región de la sifonostela en la que el tejido vascular se bifurca desde la estela para introducirse en una hoja.

**Intrón:** Sección de un *gen* que interrumpe o separa las regiones de codificación. Son segmentos de los genes que no se expresan. Véase también *exón*.

**Isogameto:** *Gametos* masculinos y femeninos de algunas algas cuya apariencia es idéntica. Véase *generación isomorfa*.

**Isotónicas:** (del griego *isos*, «igual») Dos soluciones que poseen concentraciones de *soluto* iguales. Véanse también *hipertónica*, *hipotónica* y *ósmosis*.

**Laminilla media o capa intercelular** (del latín *lamina*, «placa delgada»): Capa delgada entre las *paredes celulares primarias* de células adyacentes, compuesta principalmente por *pectinas*.

**Leaf buttress:** Protuberancia en el flanco del *meristemo apical* de un vástago, que aparece durante el desarrollo de la hoja y se convierte en el primordio foliar.

**Legumbre:** Fruto simple, *dehiscente*, de apariencia similar a un *folículo*. Surge de un carpelo con dos suturas que dividen el fruto en dos partes. Son ejemplos las alubias, cacahuetes y guisantes.

**Lenticela:** Abertura pequeña en la fina capa suberosa de la *corteza externa* de los tallos y raíces que permite el intercambio de gases.

**Leptoide:** Célula conductora de alimentos presente en numerosos musgos, similar a los elementos cribosos de las plantas vasculares no productoras de semillas. El conjunto de leptoides se conoce como *leptoma*. Véase *hidroide*.

**Leucoplasto** (del griego *leukos*, «blanco»): *Plastidio* que carece de pigmentos. Compárese con *cromoplasto*.

**Ley de la segregación:** Primera ley de la herencia de Mendel, que sostiene que los *alelos* se segregan durante la *anafase I* de la *meiosis* y vuelven a unirse de manera aleatoria durante la fertilización.

**Ley de transmisión independiente:** Segunda ley de la herencia de Mendel, que recoge que cada par de alelos se segrega independientemente durante la meiosis.

**Lignina:** Molécula rígida que refuerza y tensa las paredes celulares en las plantas vasculares. Es el polímero más común en las plantas después de la celulosa.

**Limbo:** Una de las estructuras planas del *talo* de un alga parda, que presta la mayor parte de la superficie para la fotosíntesis; parte plana de una *hoja*.

**Limo:** Partículas del suelo de tamaño medio, entre 0,002 y 0,02 milímetros de diámetro. Véanse también *arcilla*, *arena* y *horizonte del suelo*.

**Lípido** (del griego *lipos*, «grasa»): Hidrocarburo no soluble en agua, *macromolécula* que almacena energía (grasas simples) o sirve como bloque constructor en las membranas (fosfolípido). Véase también *retículo endoplásmico liso*.

**Liquen:** Asociación viva entre un hongo y un alga fotosintética o una cianobacteria.

**Localización de genes:** Uso de *transposones* especializados que comprenden genes de transporte para inactivar los genes que afectan al desarrollo. También conocido como marcado de transposones.

**Macromolécula:** Molécula grande compuesta por moléculas más pequeñas, como los *carbohidratos*, *lípidos*, ácidos *nucleicos* y *proteínas*.

**Macronutriente:** Elemento químico esencial, como el nitrógeno (N) o fósforo (P), utilizado en grandes cantidades para producir el cuerpo vegetal y llevar a cabo procesos fisiológicos fundamentales. Compárese con *micronutriente*.

**Madera blanda o resinosa:** Madera con pocas fibras y ningún vaso, típica de las Coníferas.

**Madera de albura:** Anillos más externos del xilema que todavía transportan savia xilemática. Véase también *madera de duramen o de corazón*.

**Madera de duramen o de corazón:** Anillos viejos, no conductores, del *xilema* en el centro del tronco o raíces de un árbol. Véase también *madera de albura*.

**Madera de reacción o anormal:** Madera de tensión o compresión que se desarrolla en forma de troncos o ramas que se inclinan.

**Madera dura o de frondosas:** Madera fibrosa, duradera, generalmente de árboles dicotiledóneos como el nogal americano, arce y roble.

**Madera:** *Xilema* secundario.

**Matriz:** Espacio circunscrito por la membrana interna de la mitocondria. Véase también *cresta*.

**MEB:** Véase *microscopio electrónico de barrido*.

**Médula:** Tejido fundamental formado dentro del tejido vascular.

**Megáfilo:** Hoja con un sistema vascular enormemente ramificado y que es el tipo más habitual de hoja en los vegetales modernos, incluidos los helechos, Gimnospermas y Angiospermas.

**Megagametófito:** Gametófito femenino producido por una megáspora.

**Megáspora:** Espora que produce el *gametófito* femenino. Véase también *micróspora*.

**Megasporangio:** Esporangio que produce megásporas.

**Megasporocito o célula madre de las megásporas:** Célula diploide que experimenta meiosis para producir megásporas haploides.

**Megasporófilo:** Esporófilo con megasporangios.

**Meiosis:** Tipo de división nuclear que se produce sólo en la reproducción sexual y que da lugar a células hijas con la mitad del número original de *cromosomas*.

**Meiosis I:** Primera de las dos fases de la división celular del gameto, que origina células con la mitad del número de cromosomas que en la célula original. Véase también *cromosoma homólogo*, *profase I*, *metafase*, *anafase I*, *telofase I*, *diploide* y *haploide*.

**Meiosis II:** Segunda de las dos fases de la división celular del gameto, en la que las *cromátidas* hermanas de la célula ya *haploide* se separan.

**Membrana celular:** Véase *membrana plasmática*.

**Membrana plasmática** (del latín *membrana*, «piel»): Capa flexible protectora que rodea a todas las células. También llamada *membrana celular* o *plasmalema* (del griego *lemma*, «cáscara»). Controla el movimiento del agua, gases y otras moléculas hacia el interior y hacia el exterior de la célula.

**Membrana selectivamente permeable:** Dícese de la membrana que transporta algunas moléculas, pero no otras, a través de la membrana plasmática. También llamada parcialmente permeable.

**Meristema** (del griego *meristos*, «dividido»): Región de células meristemáticas que producen células nuevas mediante división celular. Véase también *meristemo apical*.

**Meristema apical:** *Meristema* en el ápice de un vástago o raíz, sitio del *crecimiento primario*. Véase también *cuerpo vegetal primario*.

**Meristemo fundamental:** Parte de la raíz y del *meristemo apical* del vástago que produce el *sistema de tejido fundamental*.

**Meristema intercalar:** Región de células en división en cada *entrenudo* que permite que el tallo crezca rápidamente en toda su longitud. Es común en las gramíneas.

**Meristema lateral o secundario:** Capa única cilíndrica, casi cónica, de células meristemáticas, que provoca el engrosamiento de los tallos y las raíces en las plantas leñosas. Véase también *crecimiento secundario*.

**Meristema primario:** Región de división celular que da lugar a los tejidos del cuerpo vegetal primario. Véase *meristemo fundamental*, *procámbium* y *protodermis*.

**Mesocarpo:** Parte media de un *pericarpo*.

**Mesófilo** (del griego *mesos*, «medio», y *phyllon*, «hoja»): Tejido fundamental del *clorénquima* situado entre la epidermis superior e inferior de una hoja. Lugar de la fotosíntesis. Véanse *mesófilo en empalizada* y *mesófilo esponjoso*.

**Mesófilo en empalizada** (del latín *palus*, «estaca»): Células del mesófilo alargadas y alineadas que se encuentran debajo de la epidermis superior. Contienen la mayoría de los cloroplastos de una hoja.

**Mesófilo esponjoso:** Células fotosintéticas más o menos organizadas bajo la epidermis inferior de una hoja.

**MET:** Véase *microscopio electrónico de transmisión*.

**Metabolismo ácido de crasuláceas (CAM):** Variación de la ruta $C_4$ en la que las *plantas CAM* absorben $CO_2$ durante la noche, utilizando la *ruta $C_4$* y luego llevan a cabo las reacciones del *ciclo de Calvin* durante el día para generar azúcares. Ambos procesos ocurren en las mismas células, pero en diferentes momentos. El CAM es típico de las plantas desérticas suculentas, pues las ayuda a conservar el agua durante el día y a evitar recurrir a la *fotorrespiración*.

**Metabolismo:** Reacciones químicas que se producen en el interior de una célula.

**Metabolito primario:** Componente bioquímico esencial en el metabolismo en toda célula vegetal. Son los *carbohidratos*, *proteínas*, *ácidos nucleicos* y *lípidos*.

**Metabolito secundario:** Molécula que no es esencial para el crecimiento y desarrollo básicos del vegetal, pero que desempeña las funciones de proporcionar sostén estructural o proteger al vegetal de los herbívoros y de las enfermedades.

**Metafase:** Segunda fase de la *mitosis*, durante la cual los cromosomas se alinean a lo largo de la placa ecuatorial en el centro de la célula.

**Metafase I:** Segunda fase de la *meiosis*, similar a la metafase de la *mitosis*, salvo que las *tétradas* de *cromosomas homólogos*, en lugar de cromosomas únicos, se mueven hacia la *placa ecuatorial*.

**Micela:** Subunidad cristalina de una *microfibrilla*, unida por proteínas como las *pectinas* y *hemicelulosas*.

**Micelio:** Masa entretejida consistente en todo el conjunto de *hifas* de un tipo concreto en un hongo.

**Micología** (del griego *mykes*, «hongo»): Estudio de los hongos.

**Micorrizas** (del griego *mykes*, «hongo», y *rhiza*, «raíz»): Asociaciones mutualistas entre raíces de plantas vasculares y hongos del suelo. Véase *ectomicorrizas* y *endomicorrizas*.

**Microcuerpo:** Orgánulo pequeño, esférico, rodeado de una membrana, de aproximadamente 1 μm de diámetro y que contiene enzimas. Véanse también *glioxisoma* y *peroxisoma*.

**Microfibrilla:** Estructura cilíndrica compuesta por numerosas moléculas de celulosa alargadas, dispuestas lado con lado.

**Microfilamento:** Filamento alargado en el *citoesqueleto* que mueve las células o su contenido y ayuda a definir la forma de éstas. Los microfilamentos están compuestos por polímeros de la proteína globular *actina* y son más delgados que los *microtúbulos*. Véase también *corriente citoplasmática*.

**Micrófilo:** Hoja pequeña con un solo haz vascular, característica de los miembros modernos de Lycophyta (licopodios, selaginelas e isoetes).

**Microgametófito:** Gametófito masculino producido por una micróspora.

**Micronutriente:** Elemento químico esencial, como el cobre (Cu) o el zinc (Zn), que los vegetales utilizan en pequeñas cantidades. Compárese con *macronutriente*.

**Micrópilo** (del griego *pyle*, «puerta»): Abertura de los tegumentos de los óvulos por donde se introduce el tubo polínico.

**Microscopio electrónico (ME):** Creado en 1939, enfoca los electrones (en lugar de la luz visible) con lentes magnéticas (y no de vidrio). Véanse también *microscopio óptico*, *microscopio electrónico de barrido* y *microscopio electrónico de transmisión*.

**Microscopio electrónico de barrido (MEB):** Un MEB hace rebotar electrones en un espécimen para descubrir la estructura de la superficie. Un MEB puede magnificar una imagen hasta 20.000 veces. Véanse también *microscopio óptico* y *microscopio electrónico de transmisión*.

**Microscopio electrónico de transmisión (MET):** El microscopio pasa los electrones completamente a través de una sección fina de tejido. Un MET puede magnificar objetos hasta 100.000 veces. Véanse también *microscopio óptico* y *microscopio electrónico de barrido*.

**Microscopio óptico (MO):** Microscopio que utiliza lentes de vidrio para desviar la dirección de la luz visible y produce imágenes magnificadas hasta 1.000 veces su tamaño original. Compárese con *microscopio electrónico de barrido (MEB)* y *microscopio electrónico de transmisión (MET)*.

**Micróspora:** Uno de los dos tipos de esporas; produce un gametófito masculino. Véase también *macróspora*.

**Microsporangio:** Esporangio que produce micrósporas mediante la división meiótica de las células madre de las micrósporas.

**Microsporocito o célula madre de las microsporas:** Se encuentra dentro de un microsporangio se divide mediante meiosis para producir micrósporas.

**Microsporofilo:** Esporófilo con microsporangios, típico de las selaginelas.

**Microtúbulo:** Tubo hueco largo en el citoesqueleto, que traslada de un lugar a otro componentes celulares, como moléculas, orgánulos y cromosomas. Véanse *cilio*, *flagelo* y *tubulina*.

**Miembro de tubo criboso:** Célula viva del floema de las plantas con flores. Estos miembros se apilan extremo con extremo para formar los *tubos cribosos*. Al alcanzar la madurez, carece de núcleo. Véase también *calosa*, *célula anexa* y *célula cribosa*.

**Mitocondria:** Orgánulo membranoso que completa la descomposición de azúcares para almacenar su energía química en *ATP (adenosín trifosfato)*. Posee ADN que codifica para las proteínas fabricadas por los ribosomas de la mitocondria. Véase también *cresta* y *matriz*.

**Mitosis o fase M:** Fase del ciclo celular en la que las células se dividen. Consiste en *profase*, *metafase*, *anafase* y *telofase*. La fase M es generalmente la más corta del ciclo celular, pues comprende un 10% del total del tiempo de división celular.

**Mixótrofo:** Organismo del tipo de *Euglena* que produce moléculas orgánicas a través de la fotosíntesis (autotrofía) y puede absorber o ingerir moléculas orgánicas (heterotrofía).

**MO:** Véase *microscopio óptico*.

**Modelo de mosaico fluido:** Estructura de la *membrana plasmática*, que consiste en una doble capa de moléculas de fosfolípidos. Estas largas moléculas poseen un extremo hidrosoluble y otro insoluble. El extremo soluble se sitúa frente a las superficies externa e interna de la membrana. Las proteínas se asocian a uno de los lados de la membrana y pueden atravesarla por completo.

**Molécula polar:** Molécula con distribución impar de las regiones cargadas positiva y negativamente. El agua es una típica molécula polar.

**Monocotiledónea:** Planta con flores con un solo *cotiledón*, como, por ejemplo, las orquídeas, lirios, palmeras, cebollas y gramíneas. Compárese con *Dicotiledónea*.

**Monofilético:** Propio de un *clado*: se trata de una «tribu única» de organismos que evolucionaron a partir de un mismo ancestro.

**Monoico/a** (del griego, «una casa»): Dícese de la planta con *gametófitos* masculinos y femeninos en flores diferentes o no pero en pie, como, por ejemplo, la calabaza y el maíz. Véanse también *dioico/a* y *autopolinización*.

**Monómero:** Molécula simple que sirve de bloque de construcción y que es parte de un *polímero*.

**Monosacárido:** Tipo más simple de *carbohidrato*, molécula única de azúcar cuya fórmula molecular es frecuentemente múltiplo de $CH_2O$.

**Motor molecular:** Véase *proteínas motoras.*

**Mucigel:** Polisacárido viscoso que lubrica el paso de las raíces a través del suelo, producido por las células externas de la cofia radical.

**Mutación:** Cambio en el orden o estructura del *ADN*. Véanse *mutación cromosómica, mutación de desplazamiento del marco de lectura* y *mutación puntual.*

**Mutación cromosómica:** Mutación que afecta a más de un *nucleótido.* Puede tratarse de una supresión, duplicación, inversión o translocación.

**Mutación de desplazamiento del marco de lectura:** *Mutación puntual* de inserción o eliminación en el *ADN*, que provoca que los codones cambien.

**Mutación puntual:** Cambio en un *nucleótido* del *ADN*. También conocida como *polimorfismo de un solo nucleótido (SNP)*, puede deberse a una sustitución, inserción o eliminación.

**NADH, NADPH y $FADH_2$** (dinucleótido de nicotinamida y adenina en su forma reducida, en su forma fosfatada reducida y dinucleótido de flavina y adenina en su forma reducida)**:** Tres moléculas orgánicas complejas que pueden tomar y liberar electrones y protones. Como parte de la *cadena de transporte de electrones*, mueven los electrones entre las reacciones enzimáticas a través de las células.

**Nervadura paralela:** Modelo de nervadura foliar de la mayoría de las Monocotiledóneas y Gimnospermas, también llamada nervadura estriada, en la que los nervios son paralelos entre sí y a los bordes de las hojas. Compárese con *nervadura reticulada.*

**Nervadura reticulada:** Modelo de ramificación capilar de la mayor parte de las Dicotiledóneas y helechos, en la que los nervios foliares forman redes ramificadas. Compárese con *nervadura paralela.*

**Nervio foliar:** Haz vascular que se encuentra en el interior de un *peciolo* o de un *limbo foliar*.

**Nicho:** Combinación de todas las variables físicas y biológicas que influyen en el éxito vital de un organismo. Por lo general, un nicho vegetal incluye variaciones de temperatura, nivel de humedad, tipo de suelo, hábitat y variaciones estacionales.

**No disyunción:** Fallo en la separación de *cromátidas* hermanas o *cromosomas homólogos* durante la *mitosis* o la *meiosis*, causa frecuente de la aneuploidía.

**Nódulo radical:** Estructura de una raíz donde habitan bacterias fijadoras de nitrógeno.

**Nomenclatura binomial:** Nomenclatura de una especie que consta de dos partes: nombre del género y un *epíteto específico* descriptivo.

**Nucela** (del latín *nucella*, «nuez pequeña»)**:** *Megasporangio* que se encuentra dentro del óvulo en las plantas con semillas, donde se desarrolla el megagametófito o saco embrionario.

**Núcleo:** Estructura circunscrita por una membrana que contiene el ADN de la célula.

**Nucleolo:** Una de las dos estructuras redondas de un *núcleo* diploide asociado a los genes en los *cromosomas* que sintetizan el ARN ribosómico. Los nucleolos sintetizan subunidades que se unen posteriormente en el *citoplasma* para formar los *ribosomas.*

**Nucleótido:** Bloque de construcción básico de los *ácidos nucleicos*, que se compone de tres partes: base, azúcar y fosfato.

**Nudo:** Punto de un tallo donde parte la hoja. Véanse también *yema axilar* y *entrenudo.*

**Nuez:** Fruto seco, *indehiscente*, simple, con la cobertura del *pericarpo* pétrea, y que se origina a partir de varios *carpelos.* Por ejemplo, las bellotas y avellanas.

**Nutrición:** Proceso mediante el cual un organismo toma y utiliza alimentos.

**Oligotrófico** (del griego, «pocos nutrientes»)**:** Dícese de un lago profundo y pobre en nutrientes. Véase *eutrófico.*

**Oogonio:** *Gametangio* femenino, compuesto por una célula que contiene uno o más ovocélulas, característico de algunas especies de algas pardas y hongos.

**Opérculo:** «Tapa» del esporangio en los esporófitos de los musgos. Cae después de que se seque una capa de células en su base para liberar esporas.

**Opuesta:** Disposición foliar de dos hojas por nudo.

**Orden:** Grupo taxonómico superior a la *familia*, pero inferior a la *clase*. Generalmente termina en *–ales*, como Solanales.

**Organismo transgénico:** Organismo que contiene al menos un *gen* de un tipo diferente de organismo.

**Órgano:** Combinación de algunos tipos de tejido adaptados como grupo para realizar una serie de funciones particulares. Véanse *hoja, raíz* y *tallo.*

**Orgánulos:** Estructuras celulares separadas por membranas propias. Los orgánulos incluyen los cloroplastos, mitocondrias, microcuerpos y dictiosomas. También llamados «pequeños órganos». Véanse también *cloroplasto, retículo endoplásmico, teoría endosimbiótica* y *ribosoma.*

**Ósmosis** (del griego *osmos*, «impulso»)**:** Movimiento de agua u otro solvente a través de una membrana selectivamente permeable.

**Ósmosis química** (del griego *chemi-*, «químico», y *osmos*, «impulso»)**:** Proceso de movimiento de iones $H^+$ a través de la membrana *tilacoide*, durante la fotosíntesis o respiración, que libera energía como resultado. Véanse también *ATP-sintasa* y *fotofosforilación.*

**Ovario:** Parte basal de uno o varios *carpelos* en una flor, que contiene uno o más *óvulos* y que terminará por crecer para convertirse en un fruto o en parte de él.

**Ovario ínfero:** Ovario en el que las partes de la flor se encuentran por encima de él. Véase *ovario semi-ínfero* y *ovario súpero.*

**Ovario semi-ínfero:** Ovario en el que las partes de la flor se encuentran adheridas a mitad del ovario. Véase también *ovario ínfero* y *ovario súpero.*

**Ovario súpero:** Ovario en el que las partes de la flor están adheridas al *receptáculo* por debajo del ovario. Véase también *ovario ínfero* y *ovario semi-ínfero.*

**Ovocélula:** Célula de reproducción sexual, gameto femenino.

**Óvulo** (del latín *ovulum*, «huevo pequeño»)**:** Estructura que contiene una *ovocélula.* Después de la fecundación, el óvulo se convierte en una semilla.

**Oxidación:** Pérdida total o parcial de uno o más electrones.

**Paleobotánico:** Científico que estudia los fósiles vegetales para descifrar la historia evolutiva del reino vegetal.

**Parásito:** Organismo que se alimenta de otro organismo huésped vivo. Compárese con *saprobio*.

**Pared celular primaria:** Estructura compuesta principalmente por celulosa, que se forma a partir de células en continuo crecimiento para evitar una explosión por la absorción de agua. Véase también *pared celular secundaria*.

**Pared celular secundaria:** Capa gruesa, compuesta principalmente por celulosa y lignina y producida por los vegetales leñosos, que se localiza entre la *pared celular primaria* y la *membrana plasmática*.

**Pecíolo:** Estructura delgada, parecida a un tallo, que une la hoja al tallo en un *nudo*.

**Pectina:** Proteína de aspecto gelatinoso, frecuente en los espacios intercelulares e importante también en la formación de *micelas* en el interior de las paredes celulares.

**Pedúnculo:** Tallo en el que se asienta una flor o inflorescencia. Véase *receptáculo*.

**Pepónide, pepo:** Tipo de fruto similar a una baya pero con una cáscara gruesa, como las sandías, calabazas y melones.

**Perenne:** Vegetal que crece durante muchos años, que puede ser leñoso o *herbáceo*.

**Perianto** («alrededor de la flor»): Todas las hojas modificadas estériles de una flor; el *cáliz* y la *corola*.

**Pericarpo:** Pared ovárica. Véanse también *endocarpo*, *exocarpo* y *mesocarpo*.

**Periciclo:** Capa celular que rodea a la estela y que da origen a las *raíces laterales* o *secundarias*. Véase también *endodermis*.

**Peridermis** (del griego, «la piel alrededor»): Tejido protector que reemplaza la *epidermis* de los tallos y raíces vegetales que viven más de un año. Es típico de los vegetales leñosos. Contiene productos del cámbium suberoso, incluidos el súber o corcho (felema) y la felodermis.

**Periplasto:** Estructura de sostén que se encuentra por debajo de la *membrana plasmática* de un euglenoide, compuesta por bandas helicoidales de proteínas, conectadas al *retículo endoplasmático* mediante *microtúbulos*.

**Peristoma** (del griego *peran*, «atravesar», y *stoma*, «boca»): Uno o más anillos de «dientes» que se sitúan alrededor de la abertura expuesta de un esporangio. Contribuye a la dispersión de las esporas en algunos musgos.

**Peroxisoma:** Tipo de *microcuerpo* que genera peróxido de hidrógeno y lo descompone. En los vegetales, está implicado en la fotosíntesis y en la conversión de azúcares en grasas.

**Pétalo** (del latín *petalum*, «desplegar»): Hoja estéril modificada y coloreada de una flor. Los pétalos se forman en el *receptáculo*, exposición interna al cáliz. El conjunto de pétalos se conoce como *corola*.

**Pigmento:** Molécula que absorbe luz, por ejemplo, la *clorofila*.

**Pigmento accesorio:** Molécula de *pigmento* que presta ayuda a otra, generalmente mediante la transmisión de energía luminosa. Por ejemplo, durante la fotosíntesis, la *clorofila b* y los carotenoides transfieren luz a la *clorofila a*.

**Pilorriza o pelo radical:** *Tricoma* especializado próximo al extremo de una raíz, responsable de la absorción de agua y minerales de la planta.

**Pinnas:** Folíolos de una hoja compuesta o *fronde*.

**Pirenoide:** Estructura rica en proteínas presente en los cloroplastos de numerosas algas, que contiene la enzima *rubisco*. También es una región en los cloroplastos de los antoceros y las algas, que contiene depósitos de almidón resultantes de la fotosíntesis.

**Pistilo:** *Carpelo* individual o grupo de carpelos soldados.

**Placa celular:** Durante la *mitosis*, se forman dos nuevas *membranas plasmáticas* y paredes celulares entre los *núcleos* y el centro del *fragmoplasto*. La placa celular crece gradualmente para dividir la célula en dos células hijas.

**Placa cribosa:** Característica del *miembro de tubo criboso*, formada por paredes celulares con poros bordeados por una membrana.

**Placa ecuatorial o metafásica:** Plano imaginario que se extiende a través del diámetro de la célula durante la *metafase*.

**Planta de día corto (PDC):** Planta que florece cuando los días son más cortos de lo habitual, es decir, cuando la duración de la noche es mayor que de costumbre. Véase también *planta de día largo (PDL)*.

**Planta de día largo (PDL):** Planta que florece sólo cuando la duración del día es mayor que de costumbre; es decir, florece cuando la duración de la noche es más corta que habitualmente. Véase también *planta de día corto (PDC)*.

**Planta de día neutro:** Vegetal que florece independientemente de la duración del día.

**Plantas $C_3$:** Plantas que sólo llevan a cabo el ciclo de Calvin para la fijación del carbono. Dichas plantas producen tres carbonos, como primer producto orgánico de la fijación del carbono, y retoman la fotorrespiración en días calurosos y secos. El arroz, el trigo y las habas de soja son plantas $C_3$ típicas. Compárese con las *plantas $C_4$* y con el *metabolismo ácido de crasuláceas*.

**Plantas $C_4$:** Vegetales adaptados a climas cálidos, secos, en los que la disponibilidad de $CO_2$ para los cloroplastos se ve limitada por el cierre parcial de los estomas. En las células especializadas del mesófilo, una enzima añade una molécula de $CO_2$ a un compuesto de tres carbonos para formar un producto de cuatro carbonos. Este producto pasa a las células *envolventes del haz*, donde se producen las reacciones fotosintéticas del *ciclo de Calvin*. La caña de azúcar y el maíz son plantas $C_4$ típicas.

**Plantas CAM:** Vegetales, generalmente tropicales, que utilizan el metabolismo ácido de crasuláceas (CAM) para la *fijación de carbono* durante la noche. La fijación de carbono y las reacciones del ciclo de Calvin se producen en las mismas células en diferentes momentos. Las plantas CAM típicas son las plantas suculentas de la familia Crassulaceae, muchos cactus y las piñas. Estos vegetales cierran sus estomas durante el día y los abren por la noche. Compárese con *plantas $C_3$* y *plantas $C_4$*.

**Plantas vasculares:** Plantas con células muy organizadas y eficaces, que presentan conductos para transporte de agua y nutrientes a lo largo del cuerpo vegetal. Véase también *tejido vascular*.

**Plantas vasculares sin semillas:** Plantas vasculares más sencillas, que comenzaron a evolucionar entre 450 y 700 millones de años atrás.

**Plasmalema:** Véase *membrana plasmática*.

**Plásmido:** Molécula de ADN autorreplicativa y circular presente en las bacterias.

**Plasmodesmo** (del griego *desma*, «unión»): Canal entre células adyacentes que permite el flujo de materiales entre ellas. A menudo cuentan con un *desmotúbulo* conector del *retículo endoplásmico*.

**Plasmogamia:** Fusión citoplásmica. En los hongos, la plasmogamia se separa con frecuencia de la cariogamia durante un tiempo. Véase también *cariogamia*.

**Plasmólisis:** Condición por la que una *membrana plasmática* se aparta de su *membrana celular*, a causa del flujo neto de agua hacia el exterior de la célula.

**Plastidio:** Término general para los orgánulos vegetales implicados en la fabricación o en la reserva de alimentos o pigmentos. Véase *cloroplasto*, *cromoplasto* y *leucoplasto*.

**Pleiotropía:** Tipo de herencia en la que un único *gen* controla más de un *carácter*. Compárese con *herencia poligénica*.

**Plúmula** (del latín *plumula*, «pluma suave»): *Vástago* embrionario. Véase también *epicótilo*.

**Pneumatóforo:** Raíz que proporciona oxígeno a los vegetales en zonas pantanosas. También conocido como raíz aérea. Típico de los mangles y de los cipreses de los pantanos.

**Población:** Grupo de organismos de la misma especie que se reproducen entre sí y que habitan en el mismo lugar.

**Polen:** Véase *granos de polen*.

**Poliembrionía:** Producción de más de un embrión como resultado de la presencia de numerosos tubos polínicos, característico de algunas Gimnospermas.

**Polímero:** *Macromolécula* compuesta de unidades estructurales repetidas denominadas *monómeros*.

**Polimorfismo de un solo nucleótido:** Véase *mutación puntual*.

**Polimorfismos de longitud de fragmentos de restricción (RFLP):** Secciones de ADN producidas por enzimas de restricción.

**Polinización:** Proceso de transporte de polen de la parte masculina de un vegetal a la femenina, aunque no significa fecundación inmediata.

**Polinización cruzada:** Fertilización cruzada que es necesaria en los vegetales *dioicos* y *monoicos*, y que se produce con frecuencia en las plantas con *flores perfectas*, pues incrementa la variabilidad genética de la descendencia.

**Polipéptido:** Polímero de aminoácidos. Un polipéptido grande es una *proteína*.

**Poliploidía:** Característico de la célula que posee más del número *diploide* de cromosomas. Véase también *haploide*.

**Polisacárido:** Polímero formado por cientos de miles de moléculas de *monosacáridos* unidas y que, generalmente, almacena energía o proporciona sostén estructural, como, por ejemplo, el almidón y la celulosa.

**Pomo:** Tipo de *fruto complejo* parecido a una baya, en el que la parte carnosa del fruto procede del receptáculo floral ensanchado y engrosado del extremo final del pedúnculo. Algunos pomos conocidos son las manzanas o las peras.

**Potencial de presión:** Presión de una pared celular al envolver su contenido. Véase también *potencial osmótico* y *potencial hídrico*.

**Potencial hídrico:** Suma del *potencial osmótico* y del *potencial de presión* de una célula, que se utiliza para predecir el camino de una célula vegetal a su entorno por el que tenderá a fluir el agua.

**Potencial matricial:** Fuerza con la que una partícula del suelo une las moléculas de agua.

**Potencial osmótico:** Medida de la tendencia variable del agua a moverse a través de una membrana según las concentraciones de *solutos*. También llamado potencial de solutos.

**Presión de turgencia:** Presión desarrollada por la absorción de agua en el *floema*, responsable del movimiento del agua y azúcares hacia las células radiculares.

**Primera generación filial ($F_1$)** (del latín *filius*, «hijo»): Descendencia de un *cruzamiento monohíbrido*. Véase también *segunda generación filial ($F_2$)*.

**Primera ley de la Termodinámica:** Ley que recoge que la *energía* puede transformarse en otros tipos de energía, pero no puede crearse ni destruirse.

**Primordio foliar:** Se desarrolla a partir de una pequeña protuberancia en el costado del *meristemo apical* de un vástago y da lugar a la hoja.

**Principio de la exclusión competitiva:** Teoría de la dinámica de los ecosistemas, que sostiene que si dos especies habitan la misma área y compiten por los mismos recursos, una de las especies será finalmente eliminada del lugar.

**Principio de parsimonia:** Enunciación que recoge que cuando puede construirse más de un cladograma a partir de un grupo concreto de datos, el más simple es probablemente el correcto.

**Procámbium:** *Meristemo apical* de la raíz y el vástago que da origen al *xilema* y al *floema*.

**Procariota** (del latín, «antes del núcleo»): Organismo cuyas células no contienen un núcleo, como las bacterias. Compárese con *eucariota*.

**Productor primario:** Organismo que fabrica sus propios alimentos, como las plantas y otros organismos fotosintéticos.

**Profase:** Primera fase de la *mitosis*, durante la cual los cromosomas se encogen y se ensanchan lo suficiente como para ser visibles bajo un microscopio óptico. En esta fase, la envoltura nuclear y los nucleolos han desaparecido.

**Profase I:** Primera y más compleja etapa de la *meiosis*. Es similar a la profase de la mitosis salvo que los *cromosomas homólogos* forman pares. Véase *sinapsis* y *tétrada*.

**Promotor:** Secuencia de varias docenas de pares de *nucleótidos* situadas en el extremo de un *gen*. Sitio donde la ARN-polimerasa se enlaza durante la *trascripción* genética.

**Proteína** (del griego *proteios*, «que mantiene el primer lugar»): *Macromolécula* compuesta por una o más cadenas de aminoácidos. Las proteínas de un organismo definen sus características físicas, sirven como bloques de construcción estructurales y determinan las tasas de reacciones químicas al actuar como *enzimas*. Los *genes* codifican para las proteínas.

**Proteína quinasa:** Enzima que fosforila otras proteínas cuando es activada por un *segundo mensajero* como parte de la *ruta de transducción de señales*.

**Proteínas motoras:** Utilizan energía en forma de ATP para provocar el movimiento de las estructuras celulares al asociarse con *microtúbulos* y *microfilamentos*. También conocidas como «motores moleculares».

**Proteómica:** Ciencia que se encarga de la secuenciación de todas las proteínas de un organismo y que trata de comprender sus funciones.

**Protobionte:** Estructura con forma de célula, con varios grados de organización, que se agrega espontáneamente a partir de mezclas de compuestos orgánicos.

**Protodermis:** *Meristemo apical* de la raíz y del vástago que da lugar a la epidermis de un vegetal.

**Protonema** (del latín *proto*, «primero», y del griego *nema*, «hilo»): Estructura generalmente en forma de hilo formada por la germinación de una espora. Se aprecia mejor en los musgos y forma yemas que se convierten en *gametófitos*.

**Protoplasto:** Célula vegetal sin pared celular.

**Protostela** (del griego *proto*, «antes»): *Estela* más simple y menos evolucionada, que consta de un cilindro sólido compuesto por xilema y floema.

**Punteadura:** Región delgada de la pared celular secundaria de una *traqueida*, que permite el flujo de agua y minerales de una traqueida a otra.

**Quimioautótrofo:** Organismo, generalmente bacteriano, que no depende de la fotosíntesis, sino que obtiene el carbono del $CO_2$ y la energía de compuestos químicos inorgánicos.

**Quimioheterótrofo:** Organismo que obtiene la energía y el carbono de compuestos orgánicos procedentes de otros organismos.

**Quitina:** Carbohidrato que contiene nitrógeno y que posee una estructura similar a la celulosa que compone las paredes celulares de los hongos y los exosqueletos de artrópodos como los insectos.

**Radiación adaptativa:** Tipo de evolución rápida que se produce cuando una especie se traslada a un medio previamente desocupado, como una isla, o a un medio ocupado que todavía presenta numerosas oportunidades para el éxito de dicha especie. Véase también *equilibrio puntuado*.

**Radícula** (del latín *radix*, «raíz»): *Raíz* embrionaria de un embrión vegetal en desarrollo.

**Raíz:** Órgano que ancla un vegetal en el suelo y absorbe agua y minerales. Véase también *pilorriza* o *pelo radical*.

**Raíz adventicia:** Raíz que surge de lugares poco habituales, como un tallo.

**Raíz aérea:** Raíz adventicia modificada que surge del tejido del tallo y proporciona sostén adicional al vegetal. Generalmente se encuentra en *epífitos*, como las orquídeas, y como raíz zanco en el maíz.

**Raíz contráctil:** Raíz que puede encogerse para introducir el vegetal en el suelo de manera más profunda.

**Raíz lateral o secundaria:** Ramas producidas por una *raíz principal*.

**Raíz tabular o contrafuerte:** Raíz acampanada que se extiende desde el tronco de un árbol para proporcionar estabilidad en suelos poco profundos.

**Raquis:** Extensión del *peciolo* que une las *pinnas* del *fronde* de un helecho.

**Rasgo:** Una de las dos o más formas de un *carácter*. Por ejemplo, en los guisantes, el carácter del color de las semillas puede aparecer como rasgo de semillas verdes o de semillas amarillas. Véase *alelo*.

**Rasgo dominante:** *Rasgo* visible en la generación $F_1$ de un cruzamiento mendeliano.

**Rasgo recesivo:** *Rasgo* enmascarado, cuando se trata de un *heterozigoto*, y fenotípicamente observable, cuando se trata de un *homozigoto*.

**Rastro foliar:** Pequeño haz vascular que parte del sistema vascular del tallo en cada nudo y recorre el *peciolo* conector hasta llegar al *limbo de la hoja*.

**Razonamiento deductivo:** Razonamiento que parte de lo general hasta lo específico. Compárese con *razonamiento inductivo*.

**Razonamiento inductivo:** Proceso del pensamiento que parte de observaciones específicas para llegar a conclusiones generales basadas en las primeras. Compárese con *razonamiento deductivo*.

**Reacción de oxidación y reducción (redox):** Par de reacciones de *oxidación* y *reducción*.

**Reacción en cadena de la polimerasa (PCR):** Método enzimático de clonación de fragmentos de ADN sin utilizar *plásmidos* o bacterias.

**Reacciones luminosas o fotorreacciones:** Reacciones fotosintéticas que se producen en el interior de las membranas *tilacoides* de los *cloroplastos*. Tienen lugar una entrada de energía luminosa y $H_2O$, y una liberación de energía química en forma de ATP, NADPH y $O_2$ (como subproducto). Véase *ciclo de Calvin* y *clorofila a*.

**Reactivo:** Que participa en una reacción química.

**Receptáculo:** Extremo ensanchado en lo alto de un *pedúnculo* que alberga las partes de una flor. Véanse también *carpelo*, *pétalo*, *sépalo* y *estambre*.

**Recombinación cruzada:** Intercambio de segmentos cromosómicos debido a la superposición de cromátidas durante la interfase previa a la *profase I* de la *meiosis*.

**Reducción:** Ganancia total o parcial de uno o más electrones.

**Reino:** Grupo taxonómico superior al *filo* e inferior al *dominio*, como el reino Plantae.

**Reloj molecular:** Marcador, como el citocromo *c* o el gen para el citocromo *c*, utilizado para calcular el alcance de la separación evolutiva de dos especies señalando la acumulación gradual de diferencias de aminoácidos o ácidos nucleicos entre proteínas y genes de especies distintas.

**Reproducción asexual:** Proceso mediante el cual un solo progenitor produce descendencia idéntica a el mismo. Compárese con *reproducción sexual*.

**Reproducción sexual:** Fecundación de un óvulo por parte del espermatozoide. Da lugar a la descendencia, que es diferente a cada uno de los padres. La mayor parte de los animales sólo puede reproducirse sexualmente.

**Respiración:** Proceso aeróbico mediante el que se extrae energía de los alimentos. Las reacciones de *glucólisis* tienen lugar en el *citosol*. Las reacciones del *ciclo de Krebs* y la fosforilación oxidativa tienen lugar en las *mitocondrias*. Véase también *fermentación*.

**Retículo endoplasmático o endoplásmico (RE)** (del latín, «dentro del plasma» y «red pequeña»): Red de membranas conectadas a través del *citoplasma*. El RE, que se forma a partir de la *envoltura nuclear* externa y es una continuación de ella, sirve como sitio de síntesis y ensamblaje para crear *proteínas*, *lípidos* y otras moléculas. Véase *retículo endoplásmico rugoso* y *retículo endoplásmico liso*.

**Retículo endoplásmico liso:** Membrana en forma de túbulo que deriva de la membrana nuclear externa, que fabrica *lípidos* y modifica la estructura de algunos *carbohidratos*.

**Retículo endoplásmico rugoso:** Red de membranas derivadas de la membrana nuclear más externa y salpicada por *ribosomas* sintetizadores de proteínas. El RE rugoso fabrica proteínas secretoras (hormonas) y componentes de la membrana.

**Retrocruzamiento:** Método para determinar el *genotipo* de un vegetal que posee un fenotipo *dominante*. El vegetal cuyo genotipo es desconocido se cruza con una planta que presenta el fenotipo *recesivo* para el *carácter* en cuestión.

**Ribereño:** Dícese del medio caracterizado por las riberas.

**Ribosoma:** Orgánulo formado en el *citoplasma* que dirige la síntesis de las *proteínas* siguiendo instrucciones genéticas en forma de *ARN mensajero (ARNm)*.

**Ritmo circadiano** (del latín *circa*, «sobre», y *dies*, «día»): Ciclo biológico de aproximadamente 24 horas.

**Rizoide:** Célula o filamento celular en forma de tubo, fino y ramificado, que ancla a los Briófitos al suelo. También se puede observar en los hongos, donde los rizoides crecen hacia el suministro de alimento y mantienen al hongo en su sitio.

**Rizoma:** Tallo horizontal y subterráneo. Compárese con *estolón*.

**Rubisco:** Abreviatura de la enzima ribulosa-1, 5-bisfosfato carboxilasa/oxigenasa, que añade carbono procedente del $CO_2$ a otra molécula en la *fijación de carbono*. Es la proteína más abundante en los cloroplastos. Como oxigenasa, la rubisco también cataliza la *fotorrespiración*.

**Ruta $C_4$:** Proceso adicional al *ciclo de Calvin* utilizado por las *plantas $C_4$*, comunes en regiones cálidas y secas. Enlaza el $CO_2$ en cuatro compuestos de carbono ($C_4$), que se utilizan entonces para proporcionar un incremento en la concentración de $CO_2$ al ciclo de Calvin. Véase también *plantas $C_3$* y *metabolismo ácido de crasuláceas*.

**Ruta de transducción de señales:** Serie de pasos que unen el enlace de un receptor a un cambio en la actividad de una célula. Está provocada por la interacción entre una *hormona* o luz y una proteína en la superficie externa de una célula. Véanse *proteína quinasa* y *segundo mensajero*.

**Sáculo:** Agrupación de *tilacoides* en los *cloroplastos*. Véase también *estroma*.

**Sámara:** Fruto simple, *indehiscente*, parecido a un *aquenio*, pero con un *pericarpo* duro, fino y alargado que forma alas alrededor de una semilla única. Las semillas de los fresnos y los olmos son sámaras.

**Saprobio** (del griego *saprobe*, «podrido»): Organismo que se alimenta de materia orgánica muerta. Compárese con *parásito*.

**Savia:** Lo que transportan el *xilema* y el *floema*.

**Sección transversal:** Corte horizontal en ángulo recto al eje largo de una estructura.

**Segunda generación filial ($F_2$):** Descendencia del cruzamiento de vegetales $F_1$ entre sí.

**Segunda ley de la Termodinámica:** Ley que sostiene que toda transformación de *energía* incrementa la *entropía* (desorden de materia) en el universo.

**Segundo mensajero:** Sustancia citoplásmica producida en una *ruta de transducción de señales* mediante la unión de un mensajero primario (hormona o luz), con una proteína de la membrana, o mediante su absorción. Véase también *proteína quinasa*.

**Selección direccional:** Método para cambiar la frecuencia de los *fenotipos* en una población favoreciendo a los individuos que tienen un fenotipo extremo. Véanse también *selección disruptiva* y *selección estabilizadora*.

**Selección disruptiva o diversificadora:** Divide una población en dos partes, favoreciendo a los individuos en ambos extremos del rango fenotípico. Disminuye la frecuencia de individuos con fenotipos intermedios. Véanse también *selección direccional* y *selección estabilizadora*.

**Selección estabilizadora:** Método para reducir la variación en una población descartando individuos que poseen fenotipos extremos. Véanse también *selección direccional* y *selección disruptiva o diversificadora*.

**Selección *K*:** Típico de poblaciones que están próximas a la capacidad de *carga*. Favorece los rasgos que permiten a los individuos competir con éxito por los recursos, así como utilizarlos de manera eficaz. También llamada selección *dependiente de la densidad*. Son ejemplos organismos con largo tiempo de vida y bajo índice de mortalidad. Véase *selección-r*.

**Selección-*r*:** Selección de rasgos que maximizan la tasa reproductiva de poblaciones en ambientes poco poblados, como, por ejemplo, los organismos con tiempo de vida breve e índice de mortalidad alto. Véase *selección-K*.

**Semilla:** Estructura que contiene un embrión vegetal y una reserva de alimentos, envueltos ambos en una testa protectora.

**Sépalo** (del latín *sepalum*, «cobertura»): Hoja estéril modificada que se forma en el exterior del *receptáculo* para proteger la yema de la flor antes de que se abra. El conjunto de sépalos se conoce como *cáliz*.

**Septo:** Pared interna que divide las *hifas* en células.

**Sésil:** Dícese de la hoja que carece de pecíolo y que está unida directamente al tallo.

**Seta:** Tallo corto de los Briófitos que eleva el esporangio.

**Sifonostela:** Cilindro vascular continuo que rodea el núcleo medular en los tallos de los helechos y equisetos o colas de caballo. Compárese con *eustela*. Véase también *intersticio foliar*.

**Silicato ($SIO_4^{-4}$):** Ión negativo más común en la corteza terrestre y entre las partículas del suelo.

**Silícula:** Fruto seco, *dehiscente*, producido por algunas especies de la familia de la mostaza. Está formado por dos *carpelos* que se dividen en dos mitades, con las semillas localizadas en una zona central de partición.

**Simpátrica(s):** Dícese de las poblaciones que poseen áreas solapadas, pero que pueden tener preferencias de microhábitat distintas. Véase también *alopátrica(s)*.

**Sinapsis:** Emparejamiento de *cromosomas homólogos* durante la *profase I* de la *meiosis*. Véase también *tétrada*.

**Sintenia:** Dícese de los vegetales de géneros diferentes que poseen muchas regiones de *cromosomas* en las que los *genes* están dispuestos en el mismo orden.

**Síntesis por deshidratación:** Reacción química que une *monómeros* en un *polímero* retirando una molécula de agua. También llamada reacción de deshidratación o de condensación.

**Sistema de tejido dérmico** (del griego *derma*, «piel»): Cobertura externa protectora de un vegetal, derivada de las células del parénquima. Véanse *epidermis* y *peridermis*.

**Sistema de tejido fundamental:** Sistema de tejido esencial que consta de todos los sistemas de tejidos salvo el *vascular* y el *dérmico*. Las células de dicho tejido llevan a cabo la *fotosíntesis* y almacenan nutrientes. Véanse también *córtex* y *médula*.

**Sistema de tejido vascular:** Sistema continuo de tejidos que conduce agua, minerales y alimentos, y que consta de *xilema* y *floema*.

**Sistema de tejidos:** Unidad funcional de tejidos simples y complejos. Véanse *sistema de tejido dérmico*, *sistema de tejido fundamental* y *sistema de tejido vascular*.

**Sistema del vástago:** Todos los tallos, hojas y estructuras reproductoras de un vegetal, generalmente aéreos.

**Sistema radical:** Conjunto de todas las raíces, generalmente subterráneo.

**Sistema radical axonomorfo:** Sistema radical común en las Dicotiledóneas y en las Gimnospermas, que presenta una gran raíz principal. Compárese con *sistema radical fasciculado*. Véanse también *raíz lateral o secundaria*.

**Sistema radical fasciculado:** Tipo de sistema radical común en las plantas vasculares sin semillas y en las gramíneas, caracterizado por tener raíces pequeñas y cortas, de tamaño similar. Compárese con *sistema radical principal o axonomorfo*; véase *raíz adventicia*.

**Sistemática:** Estudio científico moderno de las relaciones evolutivas entre los organismos. Véase *Taxonomía*.

**Sitio activo:** Región de una *enzima* (E) con forma específica, donde un *substrato* (S) se une para producir un *complejo enzima-substrato* (ES).

**Solución del suelo:** Combinación de agua, iones minerales disueltos y $O_2$ disuelto, fuente de macronutrientes y micronutrientes para los vegetales.

**Soluto:** Sustancia que se disuelve en agua.

**Sonda de ácidos nucleicos:** Fragmento pequeño de *ARN* o *ADN* de hebra única, complementario a la secuencia de ADN del *gen* de interés.

**Soro (1):** Grupo de esporangios, generalmente en la parte inferior de frondes fértiles de helechos, que se presentan habitualmente como estructuras de puntos.

**Soro (2):** Región llena de *basidios* septados en las hojas o tallos de vegetales infectados por una roya.

**Súber o corcho:** Tejido que se forma en la parte exterior del cámbium suberoso y que cuando madura consta de células muertas. También conocido como *feloma* (del griego *phellos*, «súber»).

**Suberina:** Sustancia grasa y resistente al agua que cubre e impregna las paredes celulares del *súber*.

**Substrato:** Reactivo sobre el que actúa una *enzima*.

**Sucesión ecológica:** Cambio gradual en las comunidades que los ecosistemas sustentan.

**Sucesión primaria:** Conjunto de cambios en unas comunidades a lo largo del tiempo, en áreas prácticamente carentes de vida en un principio y donde el suelo todavía no se ha formado. Véase también *sucesión secundaria*.

**Sucesión secundaria:** Combinación de cambios que suceden en un lugar donde por una perturbación, que puede ser consecuencia de la actividad humana o de cambios naturales, ha desaparecido una comunidad, mientras que el suelo permanece intacto.

**Suelo vegetal:** *Horizonte del suelo* superior, que contiene las partículas más pequeñas, materia orgánica en descomposición y diversos organismos.

**Sumidero de azúcares:** Parte de un vegetal que principalmente consume o almacena azúcares, como las raíces, tallos y frutos.

**Taiga:** Bosque septentrional de Coníferas o boreal, el *bioma* uniforme más grande de la Tierra.

**Talo** (del griego *thallos*, «brote»): Cuerpo de las algas pardas parecido a un vegetal. Véanse *limbo*, *disco basal* y *estípite*.

**Tallo:** Cualquier parte de una planta que sostiene las hojas o las estructuras reproductoras.

**Taxón:** Grupo de organismos de cualquier nivel jerárquico, con su correspondiente nomenclatura.

**Taxonomía** (del griego *taxis*, distribución, y *onoma*, «nombre»): Nomenclatura y clasificación de las especies, o categoría en un sistema de clasificación formal.

**Tectónica de placas:** Teoría unificadora de la Geología moderna que surgió del trabajo del geólogo Alfred Wegener en 1912. Véase también *deriva continental*.

**Tejido:** Grupo de células idénticas con una función común. Véanse también *tejido complejo* y *tejido simple*.

**Tejido complejo:** Grupo de células de varios tipos. Véase también *tejido simple*.

**Tejido simple:** Tejido compuesto por un tipo de células. Véase también *tejido complejo*.



**Tejido vascular:** Células vegetales unidas formando tubos que transportan agua y nutrientes, a lo largo del cuerpo de una planta vascular.

**Telofase:** Última fase de la *mitosis* e inversión de la profase. La envoltura nuclear se reforma en cada célula, los cromosomas se despliegan y el *huso* desaparece.

**Telofase I:** Última fase de la *meiosis* en la que la célula vuelve a su estado pre-meiótico antes de comenzar la *meiosis II*.

**Teloma** (del griego *telos*, «fin»): Una de las ramitas de una rama dicotómica. Según la teoría del teloma, el crecimiento diferencial de telomas dio lugar a numerosas estructuras anatómicas vegetales, como los *micrófilos*.

**Tensión:** Presión negativa en el agua o en las soluciones provocada por el xilema, mediante la transpiración a través de los *estomas*.

**Teoría:** Hipótesis sostenida a gran escala o que es de mayor aplicación que una hipótesis fundamentada.

**Teoría celular:** Recoge tres conclusiones generales acerca de la estructura y función de los organismos vivos, desarrolladas a mediados del siglo XIX: todos los organismos están compuestos de una o más células; la célula es la unidad de estructura básica de todo organismo, y todas las células se originan únicamente a partir de células existentes.

**Teoría de la tensión-cohesión:** Explicación de cómo se produce el transporte en el xilema. Depende de la *tensión*, *cohesión* y *adhesión* en una columna de agua y de la *transpiración* a través de los estomas.

**Teoría de zonación:** Descripción del meristemo apical del vástago como una bóveda dividida en tres partes. Véanse *zona central de células madre*, *zona periférica* y *zona medular*. Compárese con *teoría túnica-cuerpo*.

**Teoría endosimbiótica** («vida conjunta en el interior»): Teoría que sugiere que los ancestros de algunos orgánulos evolucionaron como resultado de la ingestión de células procariotas entre ellas mismas.

**Teoría túnica-cuerpo:** Modelo de crecimiento de un vástago que describe el origen del meristemo apical del mismo formando varias capas celulares. Véanse también *cuerpo* y *túnica*. Compárese con *teoría de zonación*.

**Terpenoide:** Uno de los numerosos compuestos de hidrocarburos producidos por vegetales, formado a partir de entre dos y cientos de subunidades de isopreno de cinco carbonos. Los terpenoides protegen a los vegetales otorgándoles un sabor amargo, dotándolos de veneno o de sustancias pegajosas. También llamado terpeno.

**Territorio biogeográfico:** Área geográfica extensa caracterizada por grupos distintivos de organismos, generalmente limitados a un solo continente. Véase también *bioma*.

**Tétrada:** Estructura que consiste de cuatro cromátidas, formadas mediante *sinapsis* durante la *profase I* de la *meiosis*.

**Textura o grano:** En la madera industrial, se refiere al tamaño de las células del *xilema* y *floema*, así como al tamaño de los anillos de crecimiento. Puede ser basta, fina o irregular.

**Tigmotropismo** (del griego *thigma*, «tacto»): Crecimiento estimulado por el tacto, típico de los *zarcillos o tijeretas*.

**Tilacoide:** Sáculo circunscrito en una membrana dentro de un cloroplasto. La conversión de la energía solar en energía química tiene lugar en el interior de los tilacoides.

**Tonoplasto:** Membrana que rodea la *vacuola* central de una célula madura.

**Traducción:** Segundo paso para convertir el código genético y fabricar una proteína. Es la conversión de una secuencia de *nucleótidos* del *ARNm* en una secuencia de aminoácidos de una *proteína*. Véanse también *transcripción* y *ARN de transferencia*.

**Transcripción:** La trascripción de un *gen* es el primer paso para convertir el código genético con el fin de fabricar proteínas. Consiste en copiar la secuencia de *nucleótidos* de una sección de ADN formando una sección de *ARN mensajero*. Véase también *promotor* y *traducción*.

**Transpiración:** Pérdida de agua a través de los estomas, que fuerza al agua y a los nutrientes a ascender desde la raíz hasta las hojas.

**Transporte activo:** Proceso que requiere energía, generalmente en forma de ATP, mediante el que se transportan pequeñas moléculas a través de una membrana a favor del gradiente de concentración. Utiliza una o más proteínas de transporte. Compárese con la *difusión facilitada*.

**Transporte apoplástico** (del griego *apo*, «lejos de»): Movimiento de moléculas entre las paredes celulares de todo el vegetal. Compárese con *transporte simplástico*.

**Transporte simplástico** (del griego *sym*, «con»): Movimiento de sustancias hacia el interior de la célula (dentro del citoplasma). Compárese con *transporte apoplástico*.

**Transposón:** Fragmento de *ADN* que se mueve desde un lugar a otro, descubierto por primera vez en la década de 1940 por Barbara McClintock. Véase también *localización de genes*.

**Traqueida:** Célula larga, no viva, que se estrecha por los extremos, típica del *xilema* de todas las plantas vasculares. Véase también *médula*.

**Tricoma:** Extensión con aspecto de pelo de una célula dérmica, como, por ejemplo, los pelos largos que cubren las hojas o las semillas del algodón. Las *pilorrizas* también son tricomas.

**Triple respuesta:** Respuesta de crecimiento iniciada por el *etileno* que incluye la ralentización de la elongación del tallo o la raíz, el engrosamiento del tallo o la raíz, y la inclinación para comenzar a crecer horizontalmente.

**Triticale o tritical:** Híbrido del trigo (*Triticum aestivum*) y del centeno (*Secale cereale*), ejemplo de un *cruzamiento amplio*.

**Tropismo** (del griego *tropos*, «giro»): Respuesta de crecimiento producida por una *hormona* que provoca movimiento hacia un estímulo externo o en contra de éste. Véanse *gravitropismo*, *heliotropismo*, *hidrotropismo* y *fototropismo*.

**Tubérculo:** Tallo subterráneo compuesto principalmente por células parenquimáticas que almacenan almidón que se forman en los extremos de los *estolones* o *rizomas*.

**Tubo criboso:** Estructura pluricelular del *floema* que conduce los nutrientes orgánicos desde las hojas hacia otras partes de la planta.

**Tubulina:** Proteína esférica que fabrica *microtúbulos*.
**Túnica:** A tenor de la teoría túnica-cuerpo del crecimiento del vástago, la túnica es la capa celular externa de un meristemo apical, equivalente a la región externa a la *zona periférica*.
**Turgente:** Cualidad de estar abultado o alargado como resultado de estar lleno de agua.
**Vacuola** (del latín *vacuus*, «vacío»)**:** Gran espacio central en muchas células vegetales maduras, lleno de agua, iones inorgánicos, proteínas y productos metabólicos de desecho. La vacuola ayuda a mantener la forma de la célula presionando el resto del contenido del citoplasma contra la pared celular. Véase también *tonoplasto*.
**Vaso o traquea:** Célula grande, conductora de agua, presente en el xilema de la mayor parte de las plantas con flores. Transporta el agua y los minerales más rápidamente que las células *traqueidas*.
**Vástago:** Cualquier *tallo* individual y sus *hojas*, así como cualquier estructura reproductora que surja del tallo, como las flores.
**Vector:** Agente que transporta un *gen* de un organismo a otro.
**Vernalización** (del latín *vernus*, «primavera»)**:** Aplicación de un tratamiento de frío para acelerar la floración.
**Verticilada:** Disposición de las hojas en número de tres o más por nudo.
**Vesícula de transporte:** Estructura rodeada por una membrana que contiene lípidos, proteínas y otras sustancias producidas en el *retículo endoplásmico*. Las vesículas de transporte se separan entonces del RE y se mueven hacia el *aparato de Golgi*.
**Veteado:** En la madera comercial, alineación general de células conductoras del *xilema*. Puede ser veteado recto, veteado cruzado, veteado espiral o veteado alterno.
**Vida media:** Tiempo que se necesita para que se desintegre la mitad de una muestra de isótopo radiactivo.
**Viroide:** Patógeno vegetal simple, de forma vírica y con hebras circulares de ARN que contienen entre 250 y 370 nucleótidos.
**Xerófito** (del griego *xeros*, «seco», y *phyton*, «vegetal»)**:** Vegetal que crece en ambientes desérticos y secos.
**Xilema** (del griego *xylon*, «madera»)**:** Tejido que lleva el agua y los nutrientes minerales de la raíz al resto de la planta. Véanse también *floema*, *savia*, *traqueida* y *vaso*.
**Yema axilar:** Yema que se forma en el ángulo superior o axila donde el *peciolo* se une al *tallo*, y que al crecer se convierte en un nuevo *vástago*.
**Zarcillo:** Estructura fina y espiralada que permite a una planta trepadora sujetarse a una estructura de soporte. Puede tratarse de hojas modificadas o tallos modificados. Véase también *tigmotropismo*.
**Zigomorfa** (del griego *zygon*, «yugo» o «par»)**:** *Flor irregular*, generalmente disimétrica.
**Zigóspora:** Espora producida por un hongo, como el moho negro del pan, *Rhizopus stolonifer*.
**Zigoto:** Célula diploide resultante de la unión de dos gametos.
**Zona central de células madre:** Región del *meristemo apical* del vástago que contiene células cuya división es poco frecuente. Véanse también *zona periférica* y *zona medular*.
**Zona de abscisión** (del latín, «cortar»)**:** Región del peciolo donde se separa la hoja en un vegetal *caducifolio*.
**Zona de división celular:** Región en la raíz de un vegetal formada por el *meristemo apical* de la raíz y los tres *meristemos primarios*.
**Zona de elongación:** Región en la raíz de un vegetal donde las células derivadas cesan su división y comienzan a crecer en longitud.
**Zona de maduración:** Región en la raíz de un vegetal donde las células comienzan a especializarse en estructura y función para convertirse en diferentes tipos de células. Algunas de las células epidérmicas de esta región forman los pelos absorventes.
**Zona medular:** Región del *meristemo apical del vástago*, bajo la *zona central de células madre* y la *zona periférica*, que produce células que se convierten en parte del tejido fundamental que da origen a la médula.
**Zona periférica:** Región del *meristemo apical* del vástago en forma de anillo tridimensional alrededor de la *zona central de células madre*. Está compuesta por células que se dividen rápidamente y se convierten en primordios foliares y en partes del tallo. Véase también *zona medular*.

# ÍNDICE

*Los números de página en cursiva se refieren a las ilustraciones, contenidos extra y tablas; los números de página en negrita se refieren a las definiciones.*

## C

## D

**E**

## Ñ



## O

## Q



## R

**T**



*Introducción a la Botánica* tiene como objetivo exponer cómo las plantas juegan un fascinante y esencial papel en nuestra vida cotidiana y para eso se centra en cuatro temas fundamentales: **Evolución, Biotecnología, Biología de la conservación y Las plantas y las personas.**

El compendio de capítulos cubre toda la temática tradicional de un texto de Botánica y cada uno de ellos contiene al menos un cuadro relacionado con uno de los cuatro temas del libro así como otro titulado **El fascinante mundo de las plantas** para atraer a los estudiantes y motivarlos para que profundicen en la Botánica.

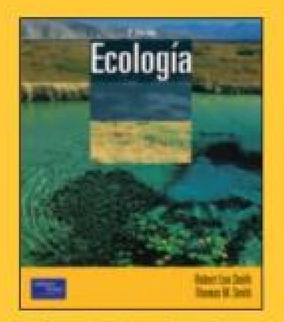
Cada capítulo comienza con un esquema de los epígrafes más importantes, seguido de una interesante historia relacionada con el material del que se trata. La excelente selección de gráficos y fotografías ilustra cada punto clave. Y todos los capítulos se cierran con un **Resumen, Cuestiones de repaso** y **Cuestiones para reflexionar**, así como una sección **Para aprender más**, que se centra en el material disponible, ya sea para su investigación, o simplemente para conocer mejor un asunto de interés.

*Introducción a la Botánica* aporta todas las razones por las que merece la pena adentrarse en el mundo de las plantas.

**Otros libros de interés:**




Alfonso Garmendia Salvador, Cristina Crespo Sánchez, Adela Salvador Alcaide y Luis Garmendia Salvador: *Evaluación de impacto ambiental.* Madrid, Pearson Prentice Hall, 2005. ISBN 84-205-4398-5




Robert L. Smith y Thomas M. Smith: *Ecología.* 4ª edición. Madrid, Pearson Addison Wesley, 2001. ISBN 84-782-9040-0




www.pearsoneducacion.com

